







12 5- 590.543 891 H. 22

# Zeitschrift

für

## WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

**Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

**Albert v. Kölliker**

und

**Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

---

**Dreiundachtzigster Band**

Mit 37 Tafeln, 6 Furchungstabellen und 167 Figuren im Text

---

**LEIPZIG**

**Verlag von Wilhelm Engelmann**

**1905**

*Ausgegeben den 10. November 1905*

## Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung

**Wilhelm Engelmann.**

Die Herausgeber

**v. Kölliker. Ehlers.**

---

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

---

---

Verlag von **Wilhelm Engelmann in Leipzig**

---

Soeben erschien:

# GESCHICHTE DER BIOLOGISCHEN THEORIEN

SEIT DEM ENDE DES SIEBZEHNTEN  
JAHRHUNDERTS

VON

**DR. EM. RÁDL**

**I. TEIL**

gr. 8. 1905. M 7.—.

---



590.543

.Z47

# FESTSCHRIFT

ZUR FEIER

SEINES SIEBZIGSTEN GEBURTSTAGES

AM 11. NOVEMBER 1905

HERRN GEHEIMEN REGIERUNGSRAT

PROF. DR. ERNST EHLERS

IN HOCHACHTUNG UND VEREHRUNG

GEWIDMET VON DER

ZEITSCHRIFT FÜR WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

II. BAND

MIT 37 TAFELN, 6 FURCHUNGSTABELLEN UND 167 FIGUREN IM TEXT





# **Zeitschrift**

für

## **WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE**

begründet

von

**Carl Theodor v. Siebold** und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

**Albert v. Kölliker**

und

**Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

---

**Dreiundachtzigster Band**

**Mit 37 Tafeln, 6 Furchungstabellen und 167 Figuren im Text**

---

**LEIPZIG**

**Verlag von Wilhelm Engelmann**

**1905**

193603

## Inhalt des dreiundachtzigsten Bandes

	Seite
L. Rhumbler, Zur Theorie der Oberflächenkräfte der Amöben. (Mit 23 Fig. im Text.) . . . . .	1
F. Zschokke, Das Genus <i>Oochoristica</i> Lühe. (Mit Taf. I.) . . . . .	53
L. v. Graff, Marine Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas. II. Rhabdocoela. (Mit Taf. II—VI.) . . . . .	68
Karl Jordan, Der Gegensatz zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation. (Mit 73 Fig. im Text.) . . . . .	151
Othm. Em. Imhof, Zur Kenntnis des Baues der Insektenflügel insbesondere bei Cicadiden. (Mit 2 Fig. im Text.) . . . . .	211
G. W. Müller, Die Metamorphose von <i>Ceratopogon mülleri</i> Kieffer. (Mit Taf. VII.) . . . . .	224
Joseph Schaffer, Anatomisch-histologische Untersuchungen über den Bau der Zehen bei Fledermäusen und einigen kletternden Säugetieren. Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Bindesubstanzen. (Mit Taf. VIII—XI.) . . . . .	231
N. Kulagin, Der Kopfbau bei <i>Culex</i> und <i>Anopheles</i> . (Mit Taf. XII—XIV.) . . . . .	285
Valentin Häcker, Finales und Causales über das Tripyleenskelett. Dritte Mitteilung über die Tripyleen der »Valdivia«-Ausbeute. (Mit Taf. XV, XVI und 13 Fig. im Text.) . . . . .	336
Rud. Burckhardt, Zoologie und Zoologiegeschichte . . . . .	376
L. Breitfuß, Skizze des Seegewerbes an der Murmanküste . . . . .	384
W. Schimkewitsch, Experimentelle Untersuchungen an Eiern von <i>Philine aperta</i> (Lam.). (Mit 36 Fig. im Text.) . . . . .	395
H. Ude, Terriole Oligochäten von den Inseln der Südsee und verschiedenen andern Gebieten der Erde. (Mit Taf. XVII u. 11 Fig im Text.) . . . . .	405
Anton Wierzejski, Embryologie von <i>Physa fontinalis</i> L. (Mit Taf. XVIII bis XXVII, 6 Furchungstabellen u. 9 Fig. im Text.) . . . . .	502
E. Ballowitz, Die Gastrulation bei der Blindschleiche ( <i>Anguis fragilis</i> L.) Teil I. Die Gastrulationserscheinungen im Flächenbild. (Mit Taf. XXVIII—XXXVII.) . . . . .	707
Otto Taschenberg, Die bisherigen Publikationen des Herrn Geheimrat Professor Dr. Ernst Ehlers . . . . .	733



# Zur Theorie der Oberflächenkräfte der Amöben.

Von

**L. Rhumbler,**

Göttingen.

---

Mit 23 Textfiguren.

---

In einer sorgfältigen, sehr beachtenswerten und umfangreichen Studie hat HERBERT S. JENNINGS neue Beobachtungen über die Bewegung der Amöben mitgeteilt, die auf den ersten Anblick in starkem Widerspruch zu stehen scheinen zu der physikalischen Theorie der Amöbenbewegung, wie sie auf Grund der Oberflächenspannungsgesetze von BERTHOLD (86), QUINCKE (88), BÜTSCHLI (92), VERWORN (92), RHUMBLER (98), BERNSTEIN (1900), JENSEN (01) u. a. ausgebaut worden ist. Die ganze Oberflächenspannungstheorie könnte nach JENNINGS Mitteilungen erschüttert erscheinen. Im nachstehenden will ich zeigen, daß dies nicht der Fall ist.

JENNINGS ist im Irrtum, wenn er zu glauben scheint, daß die Oberflächenspannungstheorie der Amöbenbewegung an diejenigen Bewegungen der Amöben gekettet sei, welche ich als »Fontänenströmung« bezeichnet habe, und daß die Theorie nicht aufrecht erhalten werden könne, da er sich von der Realexistenz solcher Fontänenströmung offenbar bei keiner Amöbe hat überzeugen können.

Die in ihrer Existenzberechtigung angefochtene aber, wie sich bald zeigen wird, tatsächlich bei einigen Amöben häufig vorkommende Fontänenströmung hat mir aus drei Gründen zum Ausgangspunkt meiner mechanischen Erörterungen gedient.

Erstens: weil sie von allen Amöbenbewegungen diejenige ist, welche am zwingendsten für die Tätigkeit der Oberflächenspannungskräfte spricht; zweitens: weil sich von ihr aus am leichtesten Anschluß gewinnen läßt an die zeitlich vorausgegangenen Arbeiten von BERTHOLD, QUINCKE, BÜTSCHLI, VERWORN; drittens: weil sie bei einfachen mechanischen Bedingungen eine verhältnismäßig kompli-

zierte Strömungserscheinung darstellt, von der aus sich die einfacheren Strömungserscheinungen dann leicht unter Berücksichtigung besonderer Umstände ableiten lassen. Also nicht ihre Häufigkeit, die keinesfalls eine große ist, noch ihre unbedingte Notwendigkeit, sondern ihr theoretischer Wert als Ausgangspunkt hat der betreffenden Bewegungsart den Vorrang bei meinen Betrachtungen eingeräumt.

## I. Amöben mit rückläufiger Randströmung.

### A. Die vorwärts gerichtete Fontänenströmung.

Das Kriterium der Fontänenströmung ist folgendes: Aus dem hinteren Gebiet der voranschreitenden Amöbe bewegt sich in der Mittelachse ein Körnchenstrom nach vorn; dieser Strom fließt an dem Vorderende fontänenartig (= springbrunnenartig) nach den Seiten hin ab, so daß also rückläufige Randströme entstehen, die an den seitlichen Rändern der Amöben früher oder später zur Ruhe kommen (Fig. 2).

JENNINGS bemerkt hierzu, daß er trotz monatelanger kontinuierlicher Studien niemals, ein oder zwei zweifelhafte Fälle ausgenommen (sic!), irgend eine Rückwärtsbewegung auf den Seiten und unter der Oberfläche einer Amöbe wahrgenommen habe, wobei er allerdings die Einschränkung macht: »of an *Amoeba* that was moving forward in a definite direction«. Die von den früheren Autoren beschriebenen rückläufigen Randströme sind nach JENNINGS als optische Täuschungen aufzufassen<sup>1</sup>. Ich will keinen Augenblick bestreiten, daß eine optische Täuschung in dem von JENNINGS angegebenen Sinne tatsächlich sehr leicht zustande kommen kann; und daß man namentlich dann dieser Täuschung leicht zum Opfer fällt, wenn man vorher mehrfach echte Fontänenströmungen beobachtet hat und man unter der Suggestivwirkung solcher anderwärts gewonnenen Erfahrungen und entsprechend lautender Angaben bewährter Forscher steht. Unbedingt falsch wäre es aber, die Realexistenz echter Fontänenströmungen aus den genannten Gründen überhaupt bestreiten zu wollen; sie kommt bei ganz verschiedenartigen Amöben vor, wie an einigen Stichproben gezeigt werden soll.

<sup>1</sup> »It is true that in the movements of *Amoeba limax* for example, one receives the impression of two sets of currents, one forward in the central axis the other backward at the sides. But if the latter is studied carefully it is found that there is really no current here; the protoplasm is at rest, and the impression of a backward current at the sides is produced only by contrast with the forward axial current.« (JENNINGS, 04, p. 134.)

a. *Amoeba blattae*.

Ein geradezu klassisches Beobachtungsobjekt für rückläufige Randströme ist die im Enddarm unsrer Küchenschabe (*Blatta germanica*) vorkommende *Amoeba blattae* Bütschli<sup>1</sup>. Sie zeigt die in Frage stehende Erscheinung zwar nicht ununterbrochen, sondern meist nur zeitweise und nicht in jedem Zustand mit gleicher Deutlichkeit, aber unter einer größeren Zahl von Stücken wird man sie kaum jemals ganz vermissen. Man suche nach kleineren Exemplaren, die nur wenig Stärkekörnchen des in dem Schabendarm angedauten Mehles in sich aufgenommen haben und in der Regel auch den Kern in ihrem Inneren deutlich erkennen lassen, und zwar vor allem diejenigen unter ihnen, die in langsamer Wanderung begriffen sind und hierbei eine mehr oder weniger zugespitzte Thränenform angenommen haben<sup>2</sup>. Man kann dann an den einzelnen Stärkekörnchen, deren geringe Zahl eine Verwechslung der Einzelkörnchen verhindert, die Strombahnen so deutlich verfolgen, daß auch der ungeübteste Schüler sie sofort richtig erkennt; ein prächtiges Schulobjekt.

Die rückwärtigen Randströme sind hier so lang, daß sie ohne weiteres durch die Progression ihrer Körnchen innerhalb der in

<sup>1</sup> In den in unserm Institut von Herrn Geheimrat EHLERS abgehaltenen zoologischen Kursen, denen ich assistiere, wird neben vielen andern Amöben auch die genannte Art alljährlich demonstriert. Außer ihrer Regsamkeit, ihren klaren Bauverhältnissen empfiehlt sie sich wegen der leichten Beschaffbarkeit. Der Bäcker liefert die Schaben gegen geringe Vergütung. Die Schaben werden in Äther betäubt, dann werden Kopf und die hinteren Leibesringe abgeschnitten, dann der Darm von der hinteren Schnittwunde aus mit einer feinen Pinzette gefaßt und langsam, damit er nicht reißt, aus dem Abdomen herausgezogen. Die Amöben finden sich in dem schwarz oder schwarzgrün erscheinenden Enddarm. Man legt den betreffenden Darmteil auf den Objekträger, öffnet ihn und streicht den Darminhalt in  $\frac{1}{2}\%$ iger Kochsalzlösung aus, um dann nach den Amöben zu suchen. Sie fehlen hierorts fast in keinem Exemplar. Man muß aber frisch eingefangene Schaben verwenden, denn in der Gefangenschaft pflegen die Amöben schon nach 3 Tagen aus dem Darm zu verschwinden.

<sup>2</sup> Die Eigenschaft während der Lokomotion in bestimmter Richtung langgestreckte, blatt-, tränen- oder wurmförmige Gestalt annehmen zu können, ist unter den verschiedenartigsten Amöben weit — ich möchte sogar glauben »allgemein« — verbreitet. Ich werde in Zukunft die betreffenden zeitweisen Gestaltungszustände als »Wanderformen« oder Wanderzustände der Amöben bezeichnen, denn sie dienen offenbar dazu, die Amöbe so rasch als möglich vom Orte kommen zu lassen. Es unterbleibt jede Pseudopodienbildung nach wechselnden Seiten, die nur Zeitverlust brächte, die ganze Amöbe fließt wie ein einziges Pseudopodium in bestimmter Richtung.

Ruhe liegenden »Außenumgebung« kenntlich sind. Um zahlenmäßige Auskunft über die Länge der Randströme zu haben, stellt

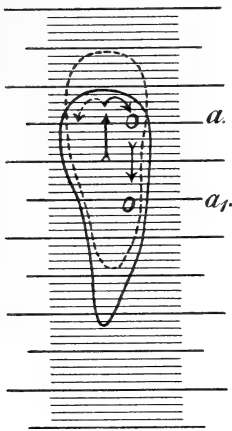


Fig. 1.

Wanderform der *Amoeba blattae* Bütschli unter dem Mikrometer, um unter Ausschluß einer optischen Täuschung die Wanderung des Körnchens *a* nach *a*<sub>1</sub> zu demonstrieren. Vergr. etwa 170/1.

man den Mikrometermaßstab über der kriechenden Amöbe ein und beobachtet, ohne sich um das Voranschreiten der Amöbe selbst zu kümmern, um wieviel Teilstriche die Körnchen nach hinten verlagert werden; diese Beobachtung macht nicht die geringsten Schwierigkeiten, sobald man seine volle Aufmerksamkeit auf bestimmte Körperchen konzentriert. Die Rückströme des Randes sind in der Regel um so länger, je langsamer die Amöbe voranschreitet, und um so kürzer, je schneller sie vorankommt. Bei langsamem Voranschreiten haben die rückläufigen Randströme, wie meine mehrfachen Messungen ergaben, 64,3—115,6  $\mu$  Länge, sie erstrecken sich dann über  $\frac{2}{3}$  bis  $\frac{3}{4}$  des Längsmessers der Amöbe. Eine optische Täuschung ist bei der angegebenen Art der Messung natürlich absolut ausgeschlossen.

#### b. *Pelomyxa penardi* sp. nov.

Die im Anhang näher beschriebene neue *Pelomyxa penardi* gehört fraglos einer ganz andern Gruppe von Amöben zu als die vorher behandelte *Amoeba blattae* Bütschli. Es handelt sich hier um eine vielkernige freilebende Amöbe, im Gegensatz zur einkernigen parasitären *Amoeba blattae* Bütschli. Da die vorwärts gerichteten Fontänenströme mit ihren rückläufigen Randströmen auch bei ihr vorkommen, zeigt sie, daß diese Strömungsart nicht eine ausschließlich mit dem Parasitismus der *Amoeba blattae* verbundene Sondererscheinung darstellt, sondern daß sie unter ganz verschiedenen äußeren Bedingungen auftritt, und fernerhin, daß sie auch bei ganz verschiedenen Kernverhältnissen bestehen kann.

Man sieht die Fontänenströmung hauptsächlich bei denjenigen Wanderzuständen, die nicht allzurash in einer Richtung voranschreiten und die meistens in ihrem seitlichen Kontur die Gestalt einer Schuhsohle etwa vorführen. Die rückwärtigen Randströme sind hier zwar nicht annähernd so lang als bei *A. blattae*, aber immerhin lang genug, um sich jeder Verkennung zu entziehen (Fig. 2).



Mit Hilfe des Mikrometers stellte ich die von den Körperchen innerhalb der Randströme nach rückwärts zurückgelegten Strecken zu 24 bis 30  $\mu$  fest, bei einer Amöbe, die im abgekugelten Ruhezustand

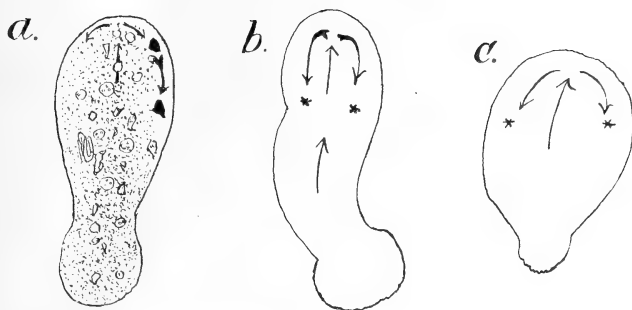


Fig. 2.

Schuhsohlenförmige Wanderformen der *Pelomyxa penardi* sp. nov., rückläufige Randstrombewegung am Vorderende. Vergr. etwa 250/1.

einen Durchmesser von 120  $\mu$ , im allgemeinen wird man die rückläufige Randstrecke zu  $\frac{1}{5}$  bis zum mindesten  $\frac{1}{7}$  der Körperlänge im Wanderzustand angeben dürfen.

### c. Andre Amöben.

In einer Kultur (Oktober) von *Amoeba proteus* fand ich eine kleine Zahl ganz außerordentlich langgestreckter, geradezu wurmförmiger Amöben, die in ihrem plasmatischen Aufbau ganz demjenigen der mit ihnen zusammenlebenden *Amoeba proteus* glichen und sich nur durch die genannte ganz ungewöhnliche Körpergestalt von letzteren unterschieden<sup>1</sup>.

Auch diese langgestreckten Amöbenformen bewegten sich mit vorwärtsgerichteten Fontänenströmen (Fig. 3). Die hierbei charakteristischen rückläufigen Randströme konnten durchschnittlich zu 30  $\mu$  Länge festgestellt werden. Da die Amöben selbst in dem angegebenen Zustande etwa 300 bis 330  $\mu$  lang waren, so ergibt sich hier ein Verhältnis von rückläufiger Stromstrecke zur Körperlänge von  $\frac{1}{10}$  bis  $\frac{1}{11}$ <sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Ich vermute, daß die genannten Exemplare Wanderzustände der *Amoeba proteus* vorführten, muß aber zu dieser Vermutung bemerken, daß es mir trotz mehrstündiger Beobachtung nicht gelang, das Übertreten dieser Wurmgestalten in die gewöhnliche *Amoeba proteus*-Form zu konstatieren, so daß ich die versuchte Deutung mit aller Reserve gebe.

<sup>2</sup> Die Kleinheit dieses Verhältnisses ist der außergewöhnlichen Körperlänge

Wenn BÜTSCHLI (80), BEHLA (98) und ich die vorwärts gerichtete Fontänenströmung auch für *Amoeba limax* beschrieben haben, und wenn diese Amöbe gerade als erstes Porträt für die geschilderte Strömungsart, deren Realexistenz jetzt zahlenmäßig belegt ist, gedient hat, so kann ich auch in diesen unsern Angaben nicht das Werk optischer Täuschung erblicken, wie JENNINGS meint (04, S. 134), denn dazu stimmen die früheren Angaben allzusehr mit meinen neuen Mikrometerbeobachtungen überein. Es liegt vielmehr klar, daß die neueren Beobachter — außer JENNINGS verneint auch VAHLKAMPF (05, S. 174) das Vorkommen rückläufiger Randströme bei *Amoeba limax* — andre Amöben vor sich gehabt haben als wir. Keine Formgestalt unter den Amöben läuft mehr Gefahr, zu Verwechslungen Anlaß zu geben als diejenige der *Amoeba limax*, da die Wanderformen der allerverschiedenartigsten Amöben gleiche oder sehr ähnliche Gestalt annehmen können. Wenn man z. B. die Abbildung, die VAHLKAMPF (05, Taf. 6, Fig. 23) von seiner *Amoeba limax* gibt, mit denen früher von mir abgebildeten Stücken (RHUMBLER, 98, Fig. 27, S. 166 und Fig. 30, 31, S. 169) vergleicht, so sieht man sofort, daß hier sicher keine identischen Formen vorliegen<sup>1</sup>.



Fig. 3.  
Wurmformige  
Wanderform  
einer *Amoeba* sp.  
mit rückläufigem  
Randstrom am  
Vorderende.  
Vergr. 230/1.

PENARD (02, S.37) sagt: »Il faut bien avouer que le terme *Amoeba limax* devrait être considéré non comme constituant une forme spécifique précise, mais comme représentant tout un groupe d'Amibes, différentes les unes des autres mais se rapprochant par les caractères généraux... Si l'on ajoute qu'un nombre considérable d'espèces bien caractérisées, tout en gardant leurs caractères bien nets, peuvent prendre momentanément la forme limax, on reconnaîtra que les observations sur ce groupe ne sont pas aisées.«

der Amöben zuzuschreiben und schädigt natürlich in keiner Weise die deutliche Erkennbarkeit der, absolut genommen, nicht unerheblichen randständigen Rückströme.

<sup>1</sup> Mit dieser Verschiedenheit im Aussehen (des Plasmas vor allem) stimmt auch diejenige ihres Vorkommens. VAHLKAMPF entnahm seine Tiere der Kahmhaut eines Strohinfuses, während meine in geringer Zahl aus dem Bodensatz klaren Tümpelwassers stammen. Die Stroh-Amöben zeigen, wie ich mich durch Augenschein überzeugt habe, nichts Fontänenstromartiges aber auch nichts, was zu dahinzielenden optischen Täuschungen Anlaß bieten könnte.

## B. Vorwärts gerichtete Fontänenwirbel mit rückläufigen Randströmen.

In meiner früheren Arbeit (98, S. 119) wies ich auf folgendes hin: Zuweilen kommen bei kräftiger Strömung die nach rückwärts verlaufenden Randströme nicht am vorderen Körperteil der Amöbe oder schon dicht hinter den Pseudopodien der Amöbe zur Ruhe, sondern sie biegen wieder in den vorwärts gerichteten Axialstrom ein, so daß um den Axialstrom herum rotierende Wirbel entstehen. Dieser Strömungsart ist mit der vorigen, als Fontänenstrom bezeichneten gemeinsam: der nach dem Ziel der Bewegung nach vorn gerichtete innere Axialstrom. Verschieden bei beiden ist aber die Länge der rückläufigen Randströme; in dem einen Fall kommen die von dem Scheitel des Axialstromes fontänenartig ausgehenden



Fig. 4.

Ausbreitungswirbel *a* eines Emulsionstropfens (nach BERTHOLD 86); *b*, eines stark gepreßten BÜTSCHLI-  
schen Schaumtropfens; größte Länge 6 mm (nach BÜTSCHLI 92).

Randströme nach nur kurzstreckigem Rückwärtsfließen an der Ectoplasmaschicht zur Ruhe; im andern Fall münden sie nach längerer Rückwärtsströmung wieder in den Axialstrom ein, auf diese Weise sich zum rotierenden Wirbel schließend, ohne überhaupt zur Ruhe gekommen zu sein. Die Fontänenwirbel beanspruchen besonderes theoretisches Interesse, denn sie entsprechen mit Porträtgenauigkeit den Strömungserscheinungen, die man an künstlichen Tropfen wahrnehmen kann, deren Oberflächenspannung an einem bestimmten Punkte, nämlich an demjenigen, welcher dem vorderen Scheitelpunkt des Wirbels entspricht, herabgemindert worden ist, wovon Fig. 4 überzeugen wird.

### a. *Amoeba blattae* Bütschli.

Am leichtesten lassen sich die geschilderten Fontänenwirbel wieder bei *Amoeba blattae* beobachten. Wenn die Lokomotion dieser

Amöben sehr langsam geschieht oder wenn sie ganz sistiert wird, ohne daß die Strömungen selbst eingestellt werden<sup>1</sup>, dann laufen die sehr lang werdenden rückläufigen Randströme hinterwärts direkt wieder in den vorwärts gerichteten Axialstrom ein, und erzeugen somit den Fontänenwirbel.

Da die Amöben sehr oft während der Wirbelbewegungen ihren Ort nicht verlassen und somit auch der Scheitel des Fontänenwirbels nicht verschoben wird, ist jede optische Täuschung bezüglich der Rückströme ausgeschlossen und besondere Messung unnötig. Der Fontänenwirbel kann die ganze alsdann abgekugelte Amöbe erfassen, oder aber er spielt sich bloß in einem abgekugelten Hauptteil der Amöbe ab, während eine kleinere zapfenförmige oder zugespitzte Partie der Amöbe in Ruhe verharret und dann auch beim Ruhigliegen die Verankerung der Amöbe in der Außenumgebung vermittlest Festklebens übernimmt. Der Durchmesser des Wirbels beträgt im letzteren Falle etwa  $\frac{2}{3}$  bis  $\frac{3}{4}$  der jeweiligen Körperlänge, so daß  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{3}$  für den ruhenden Teil übrigbleibt; wenn die Amöbe als Ganzes wirbelt, so entspricht der Durchmesser des Wirbels derjenigen der abgekugelten Amöbe.

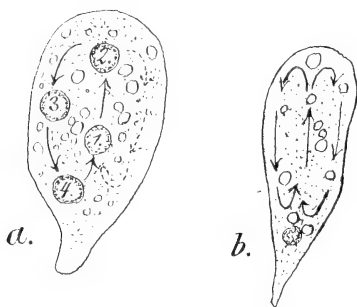


Fig. 5.

Fontänenwirbel bei *Amoeba blattae*. a, Der Kern nimmt an der Wirbelbewegung teil; 1, 2, 3, 4, aufeinanderfolgende Lagerungen desselben; b, der Kern liegt im ruhenden Hinterende fest.

Vergr. etwa 170/1.

Wirbelscheitel nehmen, ohne daß er dabei auch nur vorübergehend zur Ruhe gekommen wäre<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Ohne daß also die Amöbe in vollständige Ruhe versinkt, wie dies ebenso wie bei jeder andern Amöbe auch hier gar nicht so selten und oft längere Zeit hindurch geschieht.

<sup>2</sup> Eine bestimmte Lagebeziehung zwischen Kern und Ausbreitungsscheitel ist also auf keinen Fall erforderlich. Die amöboide Bewegung erscheint von der Stellung des Kerns nicht direkt abhängig.

An der Wirbelströmung nimmt gelegentlich auch der Kern teil, nämlich dann, wenn er nicht im ruhenden zugespitzten Teil der Amöbe festgehalten wird. Er kann bis dicht zur Oberfläche der Amöbe verschwemmt werden. Ich sah ihn bei einer Beobachtung sechsmal hintereinander bei ruhig liegender Amöbe seinen Kreisgang vom vorderen Wirbelscheitel durch die rückläufigen Randströme nach hinten und den axialen Vorwärtsstrom wieder nach vorn zum vorderen

b. *Pelomyxa penardi*.

Auch bei *Pelomyxa penardi* kann sich unter besonderen Umständen der früher besprochene Fontänenstrom, indem er seine Rückströme in den axialen Vorwärtsstrom hinterwärts einbiegt, zum vollständigen Wirbel schließen.

Ich hatte mehreren im Wassertropfen auf dem Objektträger liegenden Individuen eine geringe Spur einer ganz schwachen Methylenblaulösung zugesetzt. Die vorher lebhaften Tiere kugelten sich ab<sup>1</sup> und zeigten nunmehr deutliche Wirbelströmungen mit Ausbreitungsscheitel, ohne sich erheblich vom Platze zu bewegen, ganz analog der *Amoeba blattae*. Die Einlagerungen des Innenkörpers traten bei

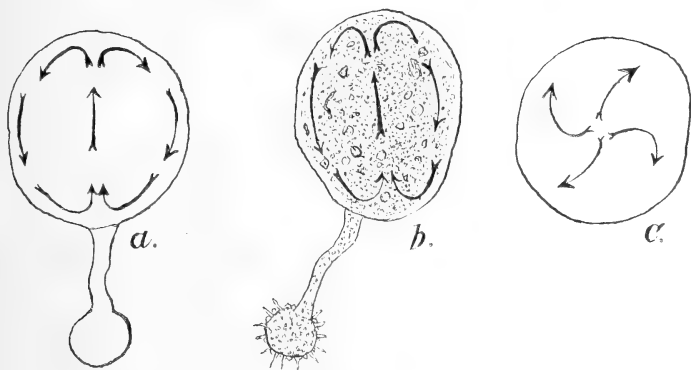


Fig. 6.

*Pelomyxa penardi*, Fontänenwirbel nach Einwirkung einer schwachen Methylenblaulösung; a und b mit Strang und Schopf der bei b pseudopodienartige Zotten trägt; c, Ausbreitungsscheitel von oben. Vergr. etwa 300/1.

den Strömungen bis unmittelbar unter die Oberfläche heran. Erwähnen will ich hierbei noch das ungewöhnliche Aussehen zweier Individuen. Hier hatte sich der am Hinterende auch sonst bei *Pelomyxen* häufig zu beobachtende zottige Schopf durch einen langgezogenen Strang von dem übrigen kugelig kontrahierten Körperteil scharf abgesetzt, und nur der kugelige Hauptteil der *Pelomyxa* zeigte den Wirbel; bei andern Exemplaren war von einer gleichen Schopfabsehnürung nichts zu merken. Bei dem einen Exemplar fiel die Wirbelachse in die Verlängerung des Schopfstranges (Fig. 6 a);

<sup>1</sup> Die Tiere nahmen im Laufe der Zeit durch die Einwirkung der Methylenblaulösung eine zwar äußerst schwache aber immerhin gegen die fast farblos erscheinende Umgebung deutlich hervorstechende diffuse blaugrüne Tönung an.

bei dem andern aber nicht. Die Wirbel hielten über eine Stunde an, bis die Tiere unter äußerst plötzlichem Tiefblauwerden abstarben.

Bei Individuen der *Pelomyxa penardi*, die ohne Vorbehandlung mit Methylenblau unter normalen Umständen lebten, habe ich ähnliche vollkommene Wirbel nicht gefunden, auch unter andern Amöben ist mir nichts Ähnliches bekannt geworden. Die tadelfreie Ausbildung der Wirbel bei Methylenblauwirkung zeigt aber, daß bei *Pelomyxa penardi* die mechanische Möglichkeit zur Installierung geschlossener Wirbel ebenso vorliegt wie bei der von ihr ganz verschiedenen *Amoeba blattae*.

### C. Der Ento-Ectoplasmaprozeß.

Da die von mir als Ausgangspunkt für meine theoretischen Erörterungen gewählte Bewegungsart der Amöben nicht bloß der im vorigen Abschnitt behandelten rückläufigen Randströme, sondern auch der Umwandlungsfähigkeit von Entoplasma in Ectoplasma bedarf, wie in meiner ersten Arbeit (RHUMBLER 98) näher ausgeführt ist, und da JENNINGS auch die Wesentlichkeit dieses Umwandlungsprozesses bezweifelt und nur sein gelegentliches mehr oder weniger nebensächliches Vorkommen bei der Nahrungsaufnahme u. dgl. zugibt, so lasse ich hier einige weitere Beobachtungen über diesen Umwandlungsprozeß, den ich bekanntlich als Ento-Ectoplasmaprozeß bezeichnet habe<sup>1</sup>, folgen.

#### a. *Amoeba blattae*.

Es wurde hervorgehoben, daß bei den Wirbelströmen die entoplasmatischen Einlagerungen sehr häufig ganz dicht an die Oberfläche herantreten, wenn sie in den Randströmen ihren Lauf nach rückwärts durchmachen. Bei solcher Sachlage wird es schon wahrscheinlich, daß das Ectoplasma hier keine dauernde, spezifische, unveränderlich differenzierte Oberflächenschicht der Amöbe sein wird, sondern daß es den Wirbel mitmacht, seine Vorwärtsbewegung also im Inneren der Amöbe innerhalb des Axialstromes ausführt<sup>2</sup> und erst am Ausbreitungsscheitel auf die Oberfläche der Amöbe tritt, wohin es die Einlagerungen aus dem Inneren mitbringt. Zur Gewißheit

<sup>1</sup> Die Umwandlung von Entoplasma in Ectoplasma ist meines Wissens zuerst von WALLICH (63, S. 370) behandelt worden. Man vgl. ferner F. E. SCHULZE (75, S. 348). — BÜTSCHLI (78, S. 274), besonders GRUBER (86), PROWAZEK (01). — O. ISRAEL (95, S. 233).

<sup>2</sup> Vgl. O. BÜTSCHLI 78, S. 274. Taf. XV, Fig. 26a.

aber steigert sich diese Wahrscheinlichkeit, wenn der Nachweis gelingt, daß die äußerste Oberflächenschicht, die ja unbedingt dem Ectoplasma zugezählt werden muß, die rückläufige Randströmung im Wirbel mitmacht.

Dieser Nachweis ist aber unter besonderen Umständen einwandfrei zu liefern, nämlich dann, wenn man zufällig Individuen trifft, auf deren Oberfläche Fremdkörper des Außenmediums haften bleiben, was gelegentlich, wenn schon nicht häufig, bei allen Amöben vorzukommen scheint (vgl. JENNINGS 04).

In einem einzigen Präparate (18. I. 1905) traf ich sechs Individuen der *Amoeba blattae*, die sich alle in gleicher Weise verhielten.

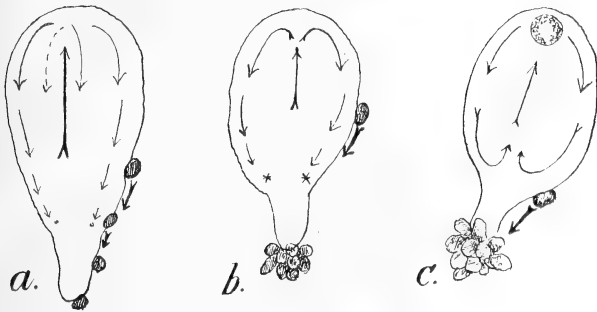


Fig. 7.

*Amoeba blattae*, die dunkel gezeichneten Fremdkörper bleiben auf der Oberfläche hängen und werden mit den Randströmen an das Hinterende der Amöbe gebracht; a und b, mit Fontänenströmung; c, mit Fontänenwirbel, Kern bis zum Ausbreitungsscheitel verschlagen. Vergr. 200/1.

Sie hatten keulenförmige Gestalt angenommen; der langsam nachgezogene oder auf dem Boden bewegungslos festgeheftete Griff der Keule nahm an der Bildung des Fontänenwirbels nicht teil, die aus dem Darm des Wirtes (Küchenschabe) stammenden Stärkekörnchen, die mit der Oberfläche zufällig in Berührung kamen, blieben auf der Oberfläche hängen, wurden, wie Fig. 7 a—c zeigt, ohne Ausnahme von den Seiten aus mit den »rückläufigen Randströmen« nach hinten verlagert und drängten sich hier so dicht zusammen, daß sie teilweise ganz auf den ruhenden Keulensiel der Amöbe hinübergedrängt wurden und das ganze Hinterende der Amöbe nach und nach von einer dichten Schicht von Stärkekörnchen allmählich eingehüllt wurde. Gelegentlich wurden Fremdkörper des Darminhaltes der *Blatta*, die größer waren als die Amöbe selbst, in gleicher Weise verlagert (Fig. 8), was für die mechanische Leistungsfähigkeit der rückwärts gerichteten Randströme Zeugnis ablegen mag. Einen

besonders interessanten Fall entnehme ich noch meinen früheren Protokollen (6. I. 1899), die Amöbe hatte eine ungleichteilige Biskuitform

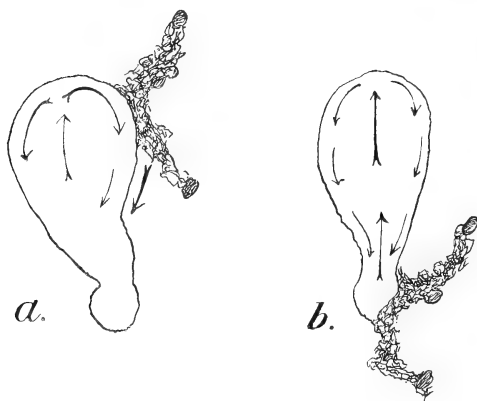


Fig. 8.

*Amoeba blattae*. a, ein großer Fremdkörper ist auf der Oberfläche hängen geblieben und wird mit der Randströmung nach hinten verschoben b. Vergr. 200/1.

angenommen, von der die größere Teilhälfte in Fontänenwirbelbewegung begriffen war; der Zufall wollte es, daß an dem Punkte der Oberfläche, wo sich der Scheitel der Wirbelbewegung einstellte, also am Ausbreitungsscheitel, zufällig ein größeres Aggregat von Darminhaltskörpern der *Blatta* lag. Dieses Aggregat wurde nun von dem Scheitel der Fontäne in zwei Hälften auseinander-

gerissen und jede Hälfte wanderte hiernach mit dem entsprechenden rückläufigen Randstrom rückwärts bis in die tailenförmige Einschnürung des Biskuits, wo es jederseits lange liegen blieb und noch weiteren Zuschuß von weiteren Fremdkörpern erhielt, die späterhin mit den klebrigen Randstromteilen in Berührung gekommen wären. Wir sehen

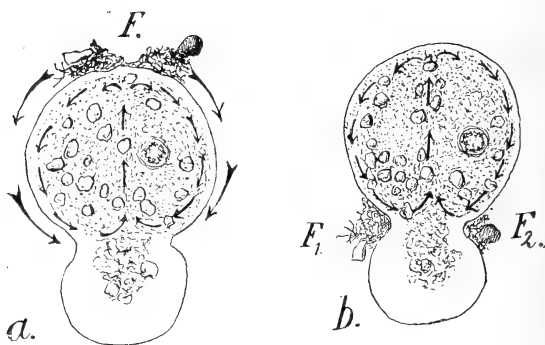


Fig. 9.

*Amoeba blattae*; ein am Ausbreitungsscheitel liegender Fremdkörper *F* wird von dem Fontänenwirbel in zwei Teile geteilt *F*<sub>1</sub> und *F*<sub>2</sub>. Vergr. 230/1.

aus diesen Beobachtungen: soweit die Ströme mit der Außenwelt in Berührung kommen, soweit schleppen sie die Fremdkörper mit, vom Scheitelpunkt des Ausbreitungswirbels bis zur Stelle, wo sich der



Strom wieder in das Innere der Amöbe versenkt. Das Rückwärtsströmen der oberflächlichsten Außenschichten von einem Punkte, dem Fontänenscheitel, aus ist natürlich nur dadurch möglich, daß an dem betreffenden Punkte früheres Entoplasma aus dem Innern auf die Oberfläche der Amöbe tritt und erst dann zu Ectoplasma wird, mit andern Worten: Es ist hier keine präexistierende dauernde Ectoplasmaschicht vorhanden, sondern temporär wird dasjenige Plasma zu Ectoplasma, das während der Wirbelbewegung auf der Strecke Scheitelpunkt-Versenkungsstelle mit dem Außenmedium in direkte Berührung tritt.

[Ich möchte hier in Klammern die Vermutung aussprechen, daß die zeitweilige klebrige Beschaffenheit des Ectoplasmas, welche die beschriebenen Erscheinungen zustande kommen läßt, die Einleitung zur Nahrungsaufnahme darstellt. Nachdem ich nämlich durch Berufsgeschäfte auf einige Zeit von der Beobachtung der genannten sechs Exemplare abgerufen worden war, fand ich nachher die Amöben von einer großen Zahl von Nahrungskörpern erfüllt, die vorher nicht da waren.]

b. *Pelomyxa penardi*.

Da die Einlagerungen des Inneren bei den früher geschilderten Wirbeln (vgl. S. 9) auch bei *Pelomyxa penardi* bis unmittelbar an die Oberfläche herantraten, so muß ich annehmen, daß auch hier die Wirbel sich bis in die Oberflächenschicht selbst hinein abspielten, daß also auch hier eine stete Umwandlung von aufsteigendem Entoplasma in Ectoplasma (am vorderen Pole) und anderseits von in die Tiefe sinkendem Ectoplasma wieder in Entoplasma (am hinteren Wirbelpole) stattgefunden haben muß<sup>1</sup>. Fremdkörper blieben aber bei den beobachteten Exemplaren leider auf der Oberfläche nicht hängen, so daß ein sicherer Entscheid über die Ecto-Entoplasma-Frage bei diesen Wirbeln nicht zu erlangen war; um so zweifelloser ließ er sich bei nachfolgenden Vorgängen gewinnen.

Unsre *Pelomyxa penardi* hat nämlich die Eigentümlichkeit, sehr häufig in einen Zustand zu verfallen, in dem sie lange Zeit hindurch nur sogenannte »eruptive Pseudopodien« (RHUMBLER 98, S. 145) bildet<sup>2</sup>. Sie läßt alsdann an irgend einer beliebigen Stelle Entoplasma aus ihrem Innern auf die Oberfläche treten, das sich, wenn es mit dem umgebenden Wasser in direkte Berührung kommt, in seinen oberflächlichsten Schichten ziemlich rasch in Ectoplasma umwandelt,

<sup>1</sup> Vgl. PENARD 90, p. 68; 02, p. 611.

<sup>2</sup> Vgl. F. E. SCHULZE 75, S. 348.

während das frühere Ectoplasma, über welches der ausbrechende Entoplasmastrom hingeflossen ist, allmählich wieder in Entoplasma umgewandelt wird, nachdem es durch die Überfließung der direkten Einwirkung des umgebenden Wassers entzogen worden ist.

Im wesentlichen spielen sich die genannten Vorgänge hier ganz so ab, wie ich sie in meiner früheren Arbeit für *Amoeba blattae* Bütschli und *Amoeba limicola* Rhumbler beschrieben habe; doch würde ich bei den diesmaligen Beobachtungen auf eine neue Erscheinung aufmerksam, die ein gewisses theoretisches Interesse insofern beansprucht, als sie aufs neue einen Beleg für die Flüssigkeit des eruptiv ausfließenden Plasmas beibringt. Wenn nämlich das Entoplasma aus dem Innern der Amöbe aufsteigt und dann nach einer Seite über die Amöbenoberfläche hinfließt, so kann man deutlich feststellen, daß der vorrückende Rand mit dem überflossenen Ectoplasma einen ganz bestimmten Winkel bildet, der bei meinen Beobachtungen etwa 70° betrug. Natürlich ließ sich bei dem verhältnismäßig raschen Vorfließen des Randes der Winkel nur annähernd bestimmen. Es liegt hier ganz offenkundig die Wirkung des zweiten Kapillaritätsgesetzes vor, welches aussagt, daß ein und dieselbe Flüssigkeitsoberfläche, in unserm Falle die Oberfläche der eruptiv ausfließenden Plasmamasse, die gleiche Art von Wand, hier das überflossene Ectoplasma, bei gleicher Temperatur stets unter dem gleichen Winkel, der als Randwinkel bezeichnet wird, schneidet.

Das eruptive Vorfließen kann bei unsrer *Pelomyxa* mannigfache, durch die Fig. 10 *a—f* veranschaulichte Modifikationen bieten, der Randwinkel aber bleibt, soweit sich feststellen ließ, bei ungeänderter Temperatur immer der gleiche.

Fig. 10 *a* zeigt die Amöbe in langgestreckter Form, das eruptive Pseudopodium läuft mit seinem Randwinkel über die eine Längsseite der Amöbe hin. Fig. *b*, die Amöbe war kugelförmig, als das eruptive Pseudopodium vorbrach und, den Umgang einer Spirale beschreibend, über die Kugeloberfläche nach einer Richtung hin mit seinem Randwinkel kontinuierlich hinfloß.

In Fig. *c* geschah das einseitige Vorfließen über die Kugeloberfläche ruckweise, mit Einschaltung von einige Sekunden währenden Pausen; das jedesmal nach der Pause neu durchbrechende Plasma kam an der Stelle zum Austritt, wo das vorherige Pseudopodium Halt gemacht hatte<sup>1</sup> in der gleichen Weise, wie ich das früher für

<sup>1</sup> Die Figuren *b* und *c* sind dadurch bemerkenswert, daß sie an Verhältnisse des Schalenbaues gewisser spiralgewundener Foraminiferen erinnern, denkt man

*Amoeba limicola* Rhumbler beschrieb (RHUMBLER, 98, S. 145 Fig. 17). Fig. *d* zeigt ein andres Individuum, bei welchem an zwei gegenüberliegenden Stellen gleichzeitig Plasmamassen hervortraten und nun ihre Randwinkel in gleichem Sinne über die ursprünglich ellipsoide Oberfläche der Amöbe vorfließen ließen. Auch bei dem Exemplar Fig. *e* erfolgte die eruptive Pseudopodienbildung von zwei verschiedenen Stellen aus. Die Pseudopodien bewegten sich aber hier mit ihren Randwinkeln nicht im gleichen Sinne, sondern flossen von entgegen-

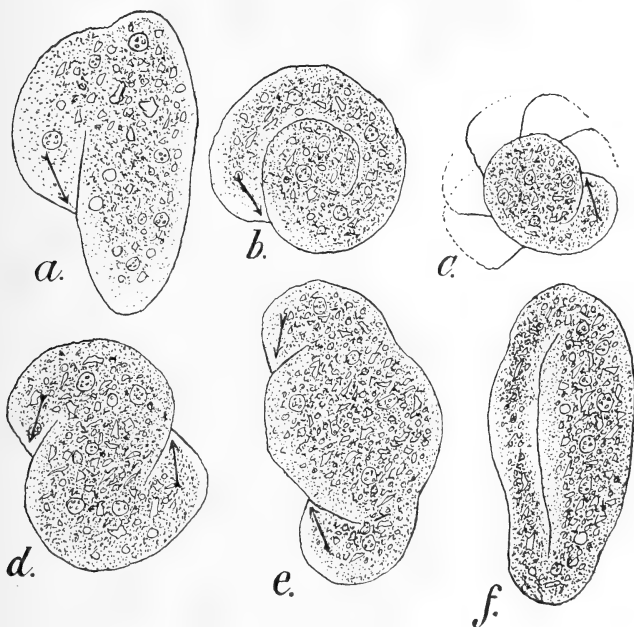


Fig. 10.

*a—c*, verschiedene Exemplare von *Pelomyxa penardi*, in der Bildung eruptiver Pseudopodien begriffen, die mit einem Randwinkel (von etwa 70°) über die Amöbenoberfläche hinfließen; Randwinkel durch Pfeile gekennzeichnet; *f* = Folgestadium von *e*. Vergr. 250/1.

gesetzter Richtung aufeinander zu, so daß sie bald zusammentrafen und unter einem merklichen Ruck miteinander verschmolzen (Fig. 10 *f*).

Bei den geschilderten Vorgängen ist nun mit größter Leichtigkeit und Deutlichkeit zu beobachten, daß die jeweils überflossene

sich das überflossene Ectoplasma und die Oberflächenschicht des überfließenden Plasmas, die sich ja zu neuem Ectoplasma verdichtet, zu einer dauernd festen Substanz durch Kalkeinlagerung erhärtet, dann hätte man in Fig. *b* ein vollkommenes Analogon zu einer kalkschaligen *Cornuspira*. in Fig. *e* aber das Prototyp einer polythalamen Spiralform, einer *Rotalia* etwa.

Ectoplasma streckt sich nach ihrer Überdeckung durch das eruptiv übergeflossene Plasma in Entoplasma umwandelt; sie ist als stark lichtbrechende körnchenlose Schicht mehrere Sekunden lang noch unter dem Pseudopodium sichtbar und verschwindet dann in Bruchteilen einer Minute, indem sie ihr besonderes Brechungsvermögen verliert und sich zwischen den Körnchen des Entoplasmas unerkennbar verteilt (Fig. 11)<sup>1</sup>.

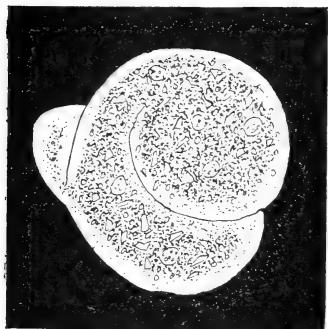


Fig. 11.

*Pelomyxa penardi*, in einer Tuscheemulsion liegend; läßt besonders deutlich die von den eruptiven Pseudopodien überflossene Ectoplasmaschicht durchschimmern.

Vergr. 270/1.

Wenn hiernach das überflossene Ectoplasma zu Entoplasma wird, so steht anderseits diesem Ecto-Entoplasmaprozeß auch ein gegensinniger Ento- Ectoplasmaprozeß gegenüber, wie sich von vornherein erwarten läßt, denn sonst müßte ja bei den geschilderten Vorgängen eine stete Vermehrung des

Ectoplasmas auf Kosten von Entoplasma stattfinden, während sich erfahrungsgemäß das Mengenverhältnis von Ectoplasma und Entoplasma während der Bewegung unsrer Amöben nicht merkbar ändert; das kann aber nur dadurch erreicht werden, daß Entoplasma an anderer Stelle zu Ectoplasma wird. Auch dieser Gegenprozeß läßt sich an unsrer Amöbe leicht beobachten. Er spielt sich an dem hervorbrechenden Plasma in der Weise ab, daß die Einlagerungen des Entoplasmas, die ursprünglich bis an die Oberfläche der ausgeflossenen Plasmamasse heranreichten, von der Oberfläche zurücktreten und die neue Oberfläche ziemlich rasch ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen erhält, wie es für das übrige Ectoplasma charakteristisch ist.

Bei den genannten Amöben ist also ohne Frage die Ectoplasma-bildung ein reversibler Vorgang. Entoplasma wandelt sich in Ectoplasma um, und umgekehrt Ectoplasma in Entoplasma, je nachdem ob die betreffende Plasmaart auf die Oberfläche des Amöbenkörpers

<sup>1</sup> Bei Individuen, die man ihr eruptives Pseudopodienspiel in einer ziemlich dichten Tuscheemulsion ausführen läßt, bleibt das überflossene Ectoplasma etwas länger sichtbar (Fig. 11), als bei Beobachtungen in gewöhnlichem Wasser; durch Kontrastwirkung erhält dann das gesamte Ectoplasma einen außergewöhnlich starken Glanz, der die überflossenen Teile viel länger aus dem Entoplasma herausglitzern läßt, als dies sonst der Fall ist.

oder ob sie in deren Tiefe zu liegen kommt, erhält sie das hyaline oder körnige Gepräge, und besondere Beschaffenheit, die bei den letztgenannten Versuchen deutlich darin zum Ausdruck kommt, daß das überfließende Plasma mit dem überflossenen Ectoplasma einen Randwinkel bildet. Wären beide gleichgeartet, so würden sie ohne Randwinkelbildung direkt miteinander verschmelzen.

Die geschilderte Umwandlung von hyalinem Ectoplasma in körnchenführendes Entoplasma ist natürlich nicht auf die angeführten Amöben beschränkt, sondern kommt auch bei den andern vor (vgl. RHUMBLER 98, S. 148); man wird PENARD Recht geben, wenn er die Amöbenbewegung ganz allgemein folgendermaßen charakterisiert (PENARD 90, p. 148): »La progression se fait par vagues ou ondulations successives, qui résultent de ce fait que l'ectosarc se liquéfie tout à coup ou se perce en un certain point, pour laisser sortir un jet liquide; ce dernier à peine au dehors, se répand soit en avant, soit sur les cotés du point de sortie, se fond avec l'ectosarc là où il vient à le border, et se fige instantanément sur ses bords libres, devenant finalement ectosarc lui-même.«

## II. Bewegungsarten von Amöben ohne rückläufige Randströme.

Wenn alle Amöben wie die bislang genannten, sich mit vorwärtsgerichteten Fontänenströmen bewegen, dann hätte ich mich in meiner theoretischen Monographie vom Jahre 1898 rückhaltlos den auf Ausbreitungserscheinungen basierten Theorien von QUINCKE und BÜTSCHLI angeschlossen, denn es ist unverkennbar (vgl. Fig. 4), daß die geschilderten Bewegungen genau diejenigen sind, wie sie in Flüssigkeitstropfen entstehen, auf deren Oberfläche sich Ausbreitungserscheinungen von solchen Substanzen abspielen, deren Oberflächenspannung geringer ist, als diejenige der übrigen Tropfenoberfläche. Der rückwärtige Randstrom muß, sobald die Amöbe nicht mit einem ruhenden Körperteil (vgl. S. 8) festgeheftet ist, bei genügender Reibung die Amöbe auf ihrer Unterlage nach vorn schieben, wie er es tatsächlich in den oben S. 4 genannten Fällen und bei künstlichen Tropfen tut, das ist ganz klar.

Derartige Geschehnisse gelten aber nicht allgemein, und darum kann die auf Grund von Ausbreitungserscheinungen in flüssigen Oberflächen gegründete Theorie nur für die genannten und ähnliche Fälle, aber nicht allgemein gelten. Immerhin ist von vornherein wahrscheinlich, daß allen Amöbenbewegungen ein gemeinsames Prinzip zugrunde liegt, und es ist die Frage, wie man aus den nicht

allgemeinen Ausbreitungserscheinungen einen Faktor ausschälen kann, der als allgemeiner Grundfaktor auch für diejenigen Amöbenformen in Betracht kommen kann, die sich in anderer Weise bewegen.

Die Ausbreitungserscheinungen erwirken das Vorrücken des Pseudopodiums oder der nicht auf dem Untergrund festverankerten Amöben oder des sich auf einer Unterlage reibenden künstlichen Tropfens dadurch, daß an dem Ausbreitungsscheitel, also an der Stelle, wo die sich ausbreitende Substanz auf die Oberfläche tritt und sich dann über die frühere Tropfenoberfläche hin nach allen Seiten ausbreitet, eine Herabminderung der Oberflächenspannung eintritt<sup>1</sup>. Diese Herabminderung der Oberfläche ist dann der mechanische Grund für die Vorwärtsbewegung der Flüssigkeitsmasse, die als inkompressibel unter dem Oberflächendruck der gesamten Oberfläche nach der Stelle hin fortgedrückt wird, wo dieser Oberflächendruck am geringsten ist, also nach dem Ausbreitungsscheitel hin. Die rückwärtigen Randströme sind das Resultat der Ausbreitung selbst.

Sollen nun für die Amöben ohne und für diejenigen mit rückläufigen Randströmen eine gemeinsame Bewegungsursache gesucht werden, so liegt klar, daß diese »gemeinsame« Bewegungsursache nicht in den Ausbreitungserscheinungen selbst liegen kann, denn sie fehlen offenbar bei den Amöben ohne rückläufige Randströme; es bleibt nur als Wahrscheinlichkeit, daß beiden die lokale Herabminderung der Spannung der Oberfläche gemeinsam ist. Es wären hiernach zwei Möglichkeiten für die verschiedenartigen Amöbenbewegungen gegeben, nämlich erstens: lokale Herabminderung der Oberflächenspannung durch Ausbreitungsströme innerhalb der flüssigen Oberflächenschicht bei denjenigen Amöben, die rückläufige Randströme zeigen, und zweitens: lokale Herabminderung der Spannung der Oberfläche durch eine andre Ursache, welche wir bald als Adhäsionsströmung genauer kennen lernen werden, und die keine rückläufige Randströme erzielt.

Die erste Kategorie von Bewegungen mit Rückströmen kann durch die Theorien von BERTHOLD, QUINCKE, BÜTSCHLI für mechanisch-theoretisch erschlossen gelten, nachdem im vorstehenden zum

---

<sup>1</sup> Nach physikalischen Gesetzen breitet sich eine Flüssigkeit nur dann auf der Oberfläche einer andern Flüssigkeit aus, wenn sie zu dem umgebenden Medium eine größere Adhäsion besitzt, als die andre Flüssigkeit, auf der sie sich ausbreitet, größere Adhäsion zum umgebenden Medium bedingt aber notwendig geringere Oberflächenspannung, denn Oberflächenspannung = Cohäsionsdruck minus Adhäsionswirkung.

erstenmal gezeigt werden konnte, daß die Ausbreitungswirbel tatsächlich bis in die äußerste Oberflächenschicht hineinreichen, wie dies von einer Ausbreitungserscheinung verlangt werden muß, wenn sie als *Movens* für die Lokomotion dienen soll. Diese Art der Amöbenbewegung ist als Unterlage für weitere mechanische Betrachtungen deshalb von grundlegender Bedeutung, weil sie viel zwingender als die zweite Strömungskategorie durch ihre rückläufigen Randströme und ihre eventuellen geschlossenen Wirbel, die Tätigkeit von histologisch-topographisch bestimmt geordneten kontraktile Elementen ausschließt. Nichts steht hier in fester Lagerung, alles kann an dem Wirbel teilnehmen, nirgends bieten sich Ansatzpunkte für kontraktile Elemente von bestimmter Lagerung, wie man sie sich auch gelagert denken möchte.

Wie sich die zweite Strömungskategorie (ohne Rückströme) der vorigen (mit Rückströmen) durch Übergänge anschließen läßt, wird aus dem Späteren hervorgehen; betreffs der Verbreitung solcher rückstromloser Amöbenbewegungen kann auf meine frühere Arbeit (98) verwiesen werden; jedoch möchte ich, da JENNINGS vor allem immer und immer wieder das Fehlen rückläufiger Randströme gegen mich betont, einzelne Stellen meiner Arbeit hervorheben, die zeigen werden, daß ich mit dem Fehlen solcher Rückströme sehr wohl vertraut war.

Es heißt S. 120: »Wenn bei dem Fontänenwirbel die rückwärts gerichteten Randströme sich bis zur Wiedervereinigung mit dem Axialstrom verlängerten, so können anderseits diese Randströme sich auch außerordentlich verkürzen und sogar ganz schwinden; man erhält dann ‚einfache Vorwärtsströme‘.

S. 121 . . . Dagegen kommen ‚mehrfache Vorwärtsströme‘ bei Amöben häufig vor. Statt eines Axialstromes ohne Fontänenrückströme sieht man mehrere Ströme ohne Fontänenrückströme in der Amöbe nebeneinander verlaufen.

S. 122: Bei mehrfachen Vorwärtsströmen laufen einige Ströme in der Regel direkt in den Randpartien der Pseudopodien, es findet sich also da, wo bei den Fontänenströmen ausnahmslos eine rückwärtige Bewegung des Entoplasmas beobachtet wird, in solchen Fällen eine vorwärtige Randströmung des Entoplasmas. Bei *Amoeba proteus* sind derartige vorwärtige Randströme häufig zu beobachten.«

### a. Bewegung der Oberflächenschicht bei rückstromlosen Amöben.

JENNINGS ist es gelungen, durch Beobachtung von verschiedenen Amöben unter Zusatz von Tusche die Oberflächenbewegung der betreffenden Amöben festzustellen. Wie nicht anders erwartet werden kann, stellte sich hierbei heraus, daß bei den Strömungen ohne rückläufige Randströme auch die oberste Oberflächenschicht keine rückläufigen Bewegungen durchmacht.

Tuschepartikelchen, die auf der oberen Körperoberfläche einer Wanderform der *Amoeba verrucosa* hängen bleiben, werden in der Richtung von hinten nach vorn bewegt, gelangen also an den Vorderrand der Amöbe, schlagen hier auf die Unterfläche der Amöbe um und bleiben hier nun zunächst fest liegen, während die Amöbe fortfährt, sich vorwärts zu bewegen. Die Ruhe der Tuschepartikelchen unter der Amöbe dauert so lange an, bis die ganze Amöbe sich nach vorwärts über die Tuschepartikelchen vorgeschoben hat und die Partikelchen dadurch an den Hinterrand der Amöbe zu liegen kommen. Vom Hinterrand steigen dann die Tuscheteilchen wieder zur oberen Körperoberfläche empor, werden auf ihr wieder nach vorn zum Vorderrand und dann auf den Untergrund verschoben, wo sie wieder

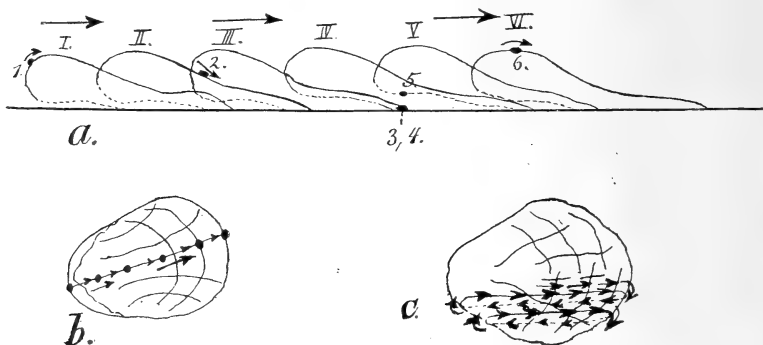


Fig. 12.

Schema der Ectoplasmabewegung bei *Amoeba verrucosa* (nach JENNINGS). *a*, von der Seite gesehen gedacht; I—VI, aufeinanderfolgende Lokomotionsstellungen der Amöbe; 1—6, die entsprechenden Lagerungen eines dem Ektoplasma aufliegenden Körnchens, 3 und 4 dessen Ruhelage auf dem Untergrund. *b*, Fremdkörperbahn auf der dorsalen Amöbenoberfläche. *c*, Bahn zweier nebeneinanderliegender Fremdkörper.

liegen bleiben, bis der Hinterrand der Amöbe sie wieder hochhebt usf. (Fig. 12 *a—c*).

JENNINGS charakterisiert die geschilderte Bewegung folgendermaßen (l. c., p. 141)<sup>1</sup>: »It is thus clear that *Amoeba verrucosa* and its relatives have what may be called a rolling motion; a given spot on the outer pellicula passes forward on the upper surface, downward at the anterior end, remains quiet on the lower surface, passes upward at the posterior end and again forward. Its movement may be compared directly with the movement of a given point on the circumference of a wheel that is rolling forward.« Der Vergleich mit der Bewegung eines Rades

<sup>1</sup> Vgl. auch die übereinstimmende Schilderung PENARDS (02, p. 115).



hinkt jedoch insofern, als alle Punkte eines Rades<sup>1</sup> fortgesetzt in Bewegung verharren, während die Fremdkörper auf der Amöbenoberfläche, wie wir gesehen haben, abwechselnd in Bewegung sind (auf der freien Körperoberfläche der Amöbe) und dann zeitweise ruhen (auf der Unterfläche der Amöbe); passender läßt sich der von JENNINGS klargestellte Vorgang in seiner Vertikalprojektion durch einen kreisförmig geschlossenen Gummischlauch veranschaulichen, den man gegen eine ebene Unterlage so andrückt, daß er durch Abplattung auf der Unterlage seine Kreisform mit derjenigen einer unregelmäßig abgeplatteten Ellipse vertauscht; zeichnet man sich dann den Fremdkörper durch einen Fleck auf den Gummischlauch auf und setzt den Gummischlauch in der Weise in eine rollende Bewegung, daß man den Gummischlauch auf der einen der Seiten, wo er sich von der

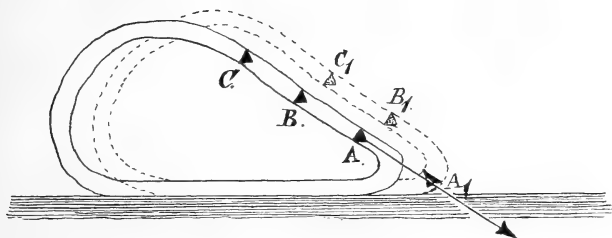


Fig. 13.

Senkrecht aufgestellter Gummischlauch, der in der Richtung des Pfeiles vom Punkt A aus auf eine feste Unterlage herangezogen wird. Hierdurch wird A nach A<sub>1</sub> auf die Unterlage verlagert; die Punkte B und C rücken nach B<sub>1</sub> und C<sub>1</sub> vor.

Unterlage abhebt, kurz über der Abhebungsstelle erfaßt, also in Fig. 13 bei A etwa, und die erfaßte Stelle auf die Unterlage niederzieht, dann, wenn sie auf der Unterlage angekommen ist, sie losläßt und eine zweite Stelle wiederum dicht über der jetzt durch den rückwärtigen Reibungswiderstand auf der Unterlage etwas nach vorn verschobenen neuen Abhebungsstelle erfaßt, sie wieder in gleicher Weise auf die Unterlage niederzieht, und so fort immer eine neue

<sup>1</sup> Es scheint zweckmäßig den angegebenen Unterschied zwischen einer Radbewegung und derjenigen der Amöbe hier schärfer zu betonen, da eine einfache Radbewegung sich auch mit Hilfe eines in sich kontraktile histologisch differenzierten Protoplasmaschlauches erklären ließe, wie ich früher (98, S. 127) zu zeigen versucht habe. Ich kann nicht finden, daß die von JENNINGS (l. c. p. 151) versuchte Kritik an meiner früheren Erörterung etwas ändert, es würde bei der Bewegung durch einen kontraktile Ectoplasmamantel die Ruhelage der Strömung auf der Unterlage fehlen und deshalb bleibt eine derartige Bewegung nach wie vor abzuweisen.

Stelle über der Abhebungsstelle ergreift und niederzieht, so macht der aufgezeichnete Fleck genau dieselbe Bewegung wie die Tusche-partikelchen auf dem Ectoplasma der *Amoeba verrucosa* durch. Auf der freien Seite des Schlauches ist wie bei der Amöbe der Fleck in gleichsinniger, nach dem gezogenen Vorderende gerichteter<sup>1</sup> Bewegung, auf der Unterseite aber, wo der der Unterlage angepreßte und hier durch Reibung festgelegte Schlauch in Ruhe ist, bleibt auch der Fleck in Ruhe und gerät dann erst wieder in Bewegung, wenn das betreffende Schlauchstück durch den mit meiner Hand in der angegebenen Weise periodisch ausgeübten Zug nach dem Vorderende hin wieder von der Unterlage abgeholt wird. Führt man den einfachen Modellversuch in der angegebenen Weise aus, so erhält man gleichzeitig noch eine Ähnlichkeit mit der Amöbe selbsttätig von dem Modell geliefert; der Modellreifen wird durch die Zugwirkungen gegen die Unterlage hin am gezogenen Vorderende mehr zusammengepreßt als am passiven Hinterende, das sich bei dem Versuche selbst überlassen bleibt, und der direkten Einwirkung des von mir ausgeübten Zuges mehr und mehr entzogen, die ursprüngliche Kreisform wirksamer aufrecht zu erhalten vermag, also eine entsprechende Aufbauschung zeigt. Auch bei der Amöbe ist das vorrückende Vorderende gegen die Unterlage hin stark plattgedrückt, während das Hinterende eine entsprechende fast kugelige Aufbauschung zeigt (Fig. 12 a).

Da die Spannung der Oberfläche der Amöbe, welcher Art sie im übrigen auch sei, sich dem übrigen Inhalt der Amöbe gegenüber mechanisch wie eine elastische Spannung verhält (vgl. RHUMBLER 02, S. 286), so ist diese von dem Modell selbsttätig gelieferte Analogie keine ganz zufällige, man darf aus ihr schließen, daß auch bei der Amöbe wie bei dem Modellversuch das *Movens* der Bewegung an dem bei der Bewegung der Amöbe vorausgehenden Vorderrande der Amöbe zu suchen ist. Was ist nun aber dieses *Movens* am Vorderende der Amöbe?

### **b. Das *Movens* der Fortbewegung bei rückstromlosen Amöben und künstliche Nachahmung der Bewegungen.**

Schon BERTHOLD (86) hat die Theorie ausgesprochen, daß sich die Amöbe durch differente Adhäsionsverhältnisse zu ihrer Unterlage

<sup>1</sup> Also nicht in rückläufiger Bewegung wie bei Fontänen- und Wirbelströmen.

fortbewegt; sie bewegt sich nach der Seite hin, nach der sie am meisten adhärirt. Da nun die Amöben, wie ich (98, S. 170) und JENNINGS (04, p. 144) gezeigt haben, mit ihrem Vorderrand auf der Unterlage adhäriren, mit ihrem Hinterende aber beim Kriechen in bestimmter Richtung überhaupt nicht, so ist kein Zweifel, daß der empirische Befund der Theorie vollkommen entspricht und es ist nur die Frage, ob die physikalische Grundlage der Theorie an sich richtig ist.

JENNINGS gibt selbst eine Methode an, die physikalische Möglichkeit der Theorie zu stützen.

JENNINGS (04, p. 209) durchtränkt ein Stück Zeichenkarton mit Knochenöl, sorgt aber durch vorheriges Auftragen eines Wassertropfens dafür, daß die Stelle, an der der Tropfen liegt, von der Öldurchtränkung freibleibt, der Wassertropfen wird dann abgesaugt und das solchermaßen mit einem ölfreien runden feuchten Fleck ausgestattete Kartonsstück in eine einige Millimeter hohe Ölschicht innerhalb einer geeigneten Glasschale versenkt. Bringt man jetzt einen Glycerin- oder einen Wassertropfen (Glycerin eignet sich besser) in das Öl hinein und schiebt ihn sachte an den Rand der ölfreien Stelle auf dem Karton vor, so daß eine Seite des Tropfens mit dem ölfreien Fleck in Berührung kommt, dann breitet sich der Rand des Glycerintropfens selbsttätig nach dem ölfreien Fleck hin aus. Hierauf wird auch der übrige Teil des Glycerintropfens in der Richtung nach dem ölfreien Fleck hingetrieben, und der ganze Glycerintropfen nimmt über dem ölfreien Fleck Stellung. Bei dieser Bewegung verhält sich der Tropfen ganz wie die Amöbe. JENNINGS schildert: »In the movement of the drop toward the area to which one side adheres, it rolls exactly as *Amoeba* does. The currents on the upper surface and within the drop are forward. Toward the sides the currents are somewhat less marked, and on the under surface they cease entirely; particles within the drop but in contact with the lower surface are not moved at all. The forward current is most rapid in front, becoming slower at the rear, exactly as in *Amoeba*. At the posterior end the surface rolls upward; particles on the surface which were at first on the bottom may be seen to pass upward around the posterior end and then forward, as in *Amoeba*. The form of the drop may become much elongated; the anterior edge is thin, the posterior end thick and rounded. In all these respects the drop resembles the moving *Amoeba*.« (Auf p. 211 l. c. gibt JENNINGS noch weitere Ähnlichkeiten zwischen Tropfen und Amöben an, auf die hier nicht weiter eingegangen zu werden braucht.)

Während bei dem JENNINGSSchen Versuch der Tropfen nur ein kurzes Stück auf dem Karton kriecht, nämlich dann zur Ruhe kommt, wenn der Hinterrand des Tropfens auf den Wasserfleck übergetreten ist, so daß der Tropfen im günstigsten Falle einen Weg zurückzulegen vermag, der gleich ist seinem eignen Durchmesser<sup>1</sup>, kann man durch folgendes von mir ausgeführtes Experiment die Wande-

<sup>1</sup> Vorausgesetzt, daß nicht schräge Lagerung des Kartons den Tropfen durch Schwerkraftwirkung weiter rollen macht.

rung des Tropfens auf das fünfzigfache seines eignen Durchmessers und wohl noch mehr ausdehnen.

Man läßt kleine Chloroformtropfen in Wasser auf einer dünnen auf Glas aufgetragenen Schellackschicht hinkriechen<sup>1</sup>. Die Ähnlichkeit der Bewegung solcher Chloroformtropfen mit den von JENNINGS geschilderten Bewegungen der Wanderformen von Amöben kann eine ganz außerordentlich große sein, es treten zu den von JENNINGS bei seinem Vergleichsexperimente bereits genannten Ähnlichkeiten, von denen auch hier keine fehlt, hinzu: 1) Gelegentliche Veränderung der Kriechrichtung unter Strömungsverschiebungen, wie sie vollständig analog denen sind, die JENNINGS p. 144 Fig. 42 beschreibt und abbildet. 2) Ausweichen der Tropfen auf mechanische Einwirkung. Die Versuche, die JENNINGS p. 186 Fig. 68 u. 69 betreffs Kontaktreize mit Amöben ausgeführt hat, lassen sich in ganz entsprechender Weise auch mit den Tropfen ausführen. Man hält einen Glasfaden mit seinem unteren Ende in die Marschrichtung des Tropfens, sobald der Tropfen in Berührung mit dem Ende des Glasfadens kommt, weicht er aktiv dem Glasfaden aus, ohne daß man natürlich mit dem Glasfaden dabei zu stoßen braucht. Trifft der Glasfaden die Front des Tropfens dabei annähernd zentral, so wird die Front eingedellt, der Tropfen wandert dann aber nach einer Seite hin, entsprechend Fig. 69 bei JENNINGS, an dem Hindernis vorbei. Durch sachttes Streichen (nicht Stoßen) der einen Seite mit dem Glasfaden kann man ein aktives Abwandern des Tropfens wie bei einer Amöbe in

---

<sup>1</sup> Die Experimente werden in folgender Weise ausgeführt: Zur Erlangung einer dünnen Schellackschicht übergießt man eine ebene Glascheibe oder den ebenen Boden einer Glasschale mit einer alkoholischen Schellacklösung, läßt die überschüssige Schellacklösung durch senkrechte Aufrichtung von Glascheibe oder Glasgefäß abträufeln, und die dem Glase nunmehr noch adhärierende Schellackschicht einige Minuten lang trocknen. Nach dem oberflächlichen Trocknen der Schicht wird Wasser (am besten ausgekochtes destilliertes Wasser, vgl. Fußnote S. 46; doch genügt auch gewöhnliches) in die Glasschale mit Schellackboden eingegossen, bzw. die präparierte Glasplatte wird in eine Glasschale mit Wasser gelegt. Die Schellackschicht nimmt im Wasser sehr bald einen weißlichen Hauch an, und ist somit zur Übernahme der Chloroformtropfen bereit. Man braucht jetzt nur aus einer feineren Pipette, deren Spitze man unter die Wasseroberfläche bringt, Chloroformtröpfchen auf die Schellackschicht zu träufeln, um die Mehrzahl der Tröpfchen nach kurzer Zeit ihre charakteristischen JENNINGSSchen Rollbewegungen ausführen zu sehen. Läßt man die Chloroformtropfen von oberhalb der Wasseroberfläche in das Wasser einfallen, dann breitet sich das meiste Chloroform in störender Weise auf der Wasseroberfläche aus und nur Restbestände desselben sinken zu Boden.

»direkt entgegengesetzter Richtung erzielen. Wenn JENNINGS p. 185 l. c. sagt: »By repeated mechanical stimuli it is possible to drive the *Amoeba* in any desired direction«, so gilt das in derselben Weise auch von den Chloroformtropfen, solange sie die dünne Schellackschicht unter sich haben. 3) Gelegentlich, bei besonders günstigem Erstarrungszustande der Schellackschicht und günstiger Tropfengröße überziehen sich die Tropfen mit einer Schellackhaut, die gefaltet sein kann, ohne daß die Bewegungen der Tropfen dadurch aufhören.

Die Chloroformtröpfchen flachen sich zunächst auf der Schellackschicht ab, ohne zu laufen; nach kurzer Zeit beginnen aber die meisten unter kugelliger Zusammenziehung ihres Hinterendes ihren merkwürdigen raschen Amöbenlauf von selbst, nur einzelne ziehen sich zu vollkommenen Kugeln zusammen und bleiben liegen.

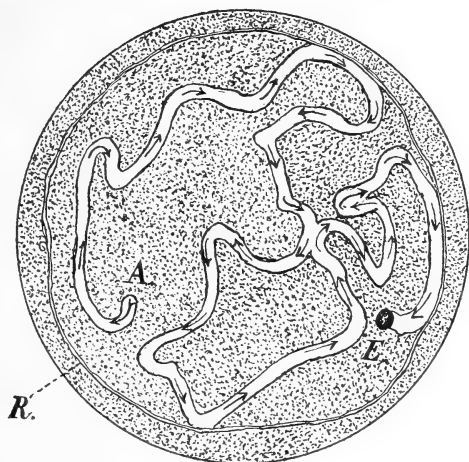


Fig. 14.

Ein in Wasser liegender Chloroformtropfen hat sich auf einer dünnen Schellackschicht, die einer kreisrunden Glasscheibe aufgetragen ist, in Gestalt und Strömungsart der Wanderform einer Amöbe von dem Punkte A nach E hinbewegt und auf seiner Bahn den Schellack weggefressen. R = Nadelriß am Rande, um das Herunterlaufen des Tropfens von der Glasscheibe zu verhindern. Vergr. 2/1.

Als ich mir den Versuch ausdachte, hatte ich mit dem selbsttätigen Beginn des Laufens der Tropfen gar nicht gerechnet; ich glaubte, man müßte eine Seite des Tropfenrandes mit einem scharfen Glasfaden von der Schellackschicht lostrennen, um die beabsichtigte Bewegung des Tropfens nach der Seite des gegenüberliegenden nicht losgelösten Tropfenrandes zu veranlassen. In der Tat läßt sich auf diese Weise, solange der Tropfen noch abgeplattet auf der Schellackschicht liegt, jeder Tropfen augenblicks in Bewegung setzen. Der selbsttätige Antrieb zur Bewegung resultiert aber daraus, daß das Chloroform, welches die feine Schellacklage allmählich auflöst, sich bei der nach der Auflösung erfolgenden Kontraktion des Tropfens in der Regel nicht ringsum gleichzeitig von der Schellackschicht losreißt, sondern daß dieses Losreißen zunächst auf einer Seite zu-

erst erfolgt, und daß sich dann der Tropfen sofort nach der gegenüberliegenden Seite hin in Bewegung setzt (Fig. 14). Erfolgt ringsum »gleichzeitiges« Losreißen von der Schellackschicht, so bleiben die Tropfen unter kugeligter Kontraktion liegen, denn Bewegung erfolgt nur durch unmittelbare einseitige Berührung mit dem Schellack<sup>1</sup>. Schellackfreie Stellen, auch von geringster Ausdehnung, vermögen die Tropfenränder nicht zu überschreiten, so genügt es z. B. mit einer Nadelspitze an dem Rand der Glasplatte eine feine Linie in den Schellackbelag einzuritzen, um die Tropfen dauernd von dem Rand der Glasplatte fernzuhalten (Fig. 14 R), von dem sie sonst leicht abfallen. Wenn die Tropfen an dem Randriß angekommen sind, folgen sie ihm entweder oder sie laufen auch wieder in anderer Richtung von ihm weg, sie überschreiten ihn aber nie; das gleiche gilt von der eignen früheren Bahnspur oder derjenigen fremder Tropfen, sie werden nie überschritten.

Der Bewegungsvorgang der Tropfen ist natürlich dadurch zu erklären, daß Schellack zu Chloroform eine große Adhäsion besitzt;

---

<sup>1</sup> Das selbsttätige Antreten der Bewegung ist ein sehr interessantes Beispiel für ein labiles mechanisches System, das ursprünglich nach ganz verschiedenen Richtungen seine Kräfte entfalten kann, nach Aufnahme einer Richtung aber diese mit großer Stabilität weiter verfolgt. Derartige labile Systeme sind offenbar im Organismischen (ich gebrauche diesen Ausdruck für »lebend Organisches«, weil der Ausdruck organisch auch für leblose Dinge, sofern sie nur mit Organismen in Verbindung stehen, gebraucht wird; z. B. organische Membran anders als organismische Membran, von der Leben gefordert wird u. dgl.) weit verbreitet. Ich erinnere nur an die Bestimmung der ersten Teilungsebene des Eies und ähnliches. Derartige Systeme, die infolge ihrer Labilität ursprünglich ein vielseitiges Entfaltungsvermögen besitzen, dann aber eine einmal aufgegriffene Entfaltungsrichtung mit Konsequenz weiter verfolgen, werde ich künftig als labil-konsequente Systeme bezeichnen. Bei ihnen können in der Regel ganz verschiedenartige äußere Einflüsse den Übergang zur Konsequenz vermitteln; so lassen sich z. B. auch die Chloroformtropfen in ihrem labilen abgeplatteten Zustand durch andre als die obengenannten Eingriffe zur Aufnahme ihrer konsequenten Vorwärtsbewegung veranlassen, z. B. durch Anlegen eines Glasstabes an eine Seite, durch Rütteln am Gefäß, durch Wellenerzeugung im Wasser u. dgl. m., wobei aber natürlich anfänglich leicht auftretende passive Bewegungen der Tropfen außer acht zu lassen, oder selbst wieder nur als die die spätere aktive Bewegung der Tropfen auslösenden Faktoren zu betrachten sind. Um auch hierfür aus dem Organismischen ein Beispiel zu nennen, kann im labil-konsequenten System Amphibienei die erste Furche, sowohl durch den Spermapfad (ROUX) als durch den Pfad des absinkenden Dotters (Moszkowski) die Bestimmung ihrer Lage erhalten. Bei der künstlichen Parthenogenese können die labil-konsequenten Furchungsteilungen durch die allerverschiedenartigsten äußeren Einflüsse ausgelöst werden (vgl. MARTIN H. FISCHER und WOLFGANG OSTWALD 05) u. dgl. m.

wenn der Chloroformtropfenrand einseitig mit dem Schellack in Kontakt steht, so wird auf der Seite des Kontaktes die Oberflächenspannung des Chloroformtropfens herabgemindert und der Chloroformtropfen schiebt seine Masse unter einer der Amöbe analogen Abplattung des vorwandernden Randes nach der Richtung der Herabminderung vor. Der äußerst dünnschichtige Schellackbelag wird aber von dem jetzt über ihn hinfließenden Chloroform gelöst, so daß der von dem Tropfen durchlaufene Weg hinterwärts vom Tropfen vollständig schellacklos, wie aus der Schellackschicht herausgeschnitten erscheint; seine Substanz hat sich dem Chloroform zugemengt. Nur der Vorderrand des wandernden Tropfens findet also den die Oberflächenspannung herabmindernden Schellack vor,

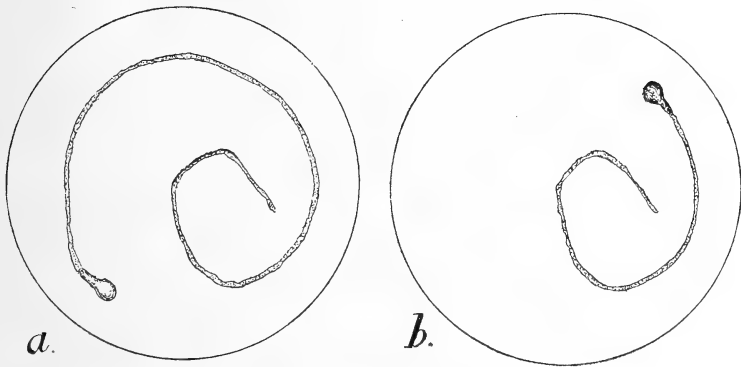


Fig. 15.

Ein in Wasser liegender Chloroformtropfen frßt sich einer vorgezeichneten Schellackbahn entlang.  
b eine Minute später als a. Vergr. 2/1.

der Hinterrand des Tropfens aber nicht mehr, weil er von den ihm vorausgegangenen Tropfenteilen fortgeräumt worden ist; so kommt es, daß der Tropfen hier viel länger kriecht als beim JENNINGSSchen Experiment.

Die Gestalt der wandernden Tropfen ist bei der gegebenen Anordnung des Versuches im allgemeinen breiter und kürzer als diejenige der Wanderformen der Amöben, bei denen man nur selten ähnlich breite Formen (BERTHOLD, 86, Taf. II, Fig. 2) findet. Langausgezogene Wandertropfen erhält man, wenn man die Tropfen nicht auf einer breitgedehnten Schellackschicht, sondern auf einem, mit einer Schreibfeder schmal aufgezeichneten Schellackpfad kriechen läßt, sofern man den ursprünglichen Durchmesser des Tropfens größer nimmt, als die Breite des Schellackweges (Fig. 15).

Im allgemeinen bewegen sich die Chloroformtropfen rascher als Amöben; man kann, um sie mit mehr Ruhe zu beobachten, ihre Geschwindigkeit dadurch verlangsamen, daß man dem Chloroform etwas Kanadabalsam oder Knochenöl zusetzt; die Strömungen werden durch Zusatz von (möglichst wenig) Ruß wesentlich deutlicher, sind aber auch an den gelösten Schellackteilen kenntlich.

Erstaunlich ist die mechanische Leistungsfähigkeit der Tropfen.

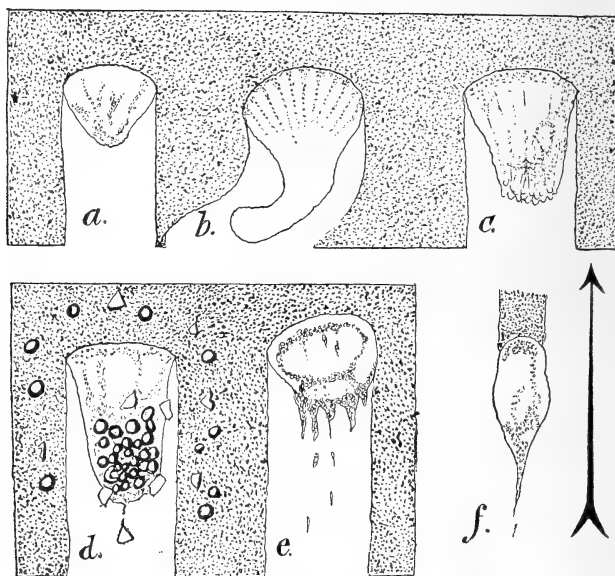


Fig. 16.

Verschiedene Gestaltungsformen der auf einer Schellackschicht wandernden Chloroformtropfen. *a*, gewöhnlichste Gestalt; *b*, der Tropfen macht eine Wendung; *c*, der Tropfen hat sich mit einer zarten Schellackhaut umgeben, die am Hinterende und nach vorn hin Falten schlägt; *d*, der Tropfen nimmt Quecksilbertröpfchen in sich auf, und schleppt Steinchen auf seiner Oberfläche mit; *e*, dem Chloroformtropfen ist etwas Knochenöl zugemengt, die Zacken am Hinterende sind durch Klebrigkeit auf der Glasfläche verursacht; *f*, der Tropfen kriecht auf einem schmalen Schellackpfad. Alle Tropfen bewegen sich in der Richtung des Pfeiles. Vergr. 10/1.

Ich habe der Schellacklösung gelegentlich vor dem Auftragen auf die Glasplatte kleine Quecksilbertröpfchen und Sand in einem Reibtiegel zugerieben. Die später über die Schellackschicht kriechenden Tropfen nahmen die Quecksilbertröpfchen in sich auf und schlepten sie in ihrem Hinterteil in erstaunlicher Menge mit. Die Sandkörnchen wurden nur z. T. aufgenommen und dann auf die Oberfläche gebracht, auf der sie hängen blieben oder von der sie auch beim Vorwärtskriechen wieder abgestreift wurden; sie wurden also mit



großer Willkür behandelt. In manchen Fällen war die solchermaßen von dem Tropfen mitgeschleppte Last geradezu verblüffend.

Durch verschiedenartige Zumengungen zum Chloroform, durch Variieren der Tropfengröße, der Dicke der Schellackschicht und durch verschiedenstufige Austrocknung der Schellackschicht lassen sich die geschilderten Vorgänge ganz verschiedenen Amöben anähneln. Die BERTHOLDSche Adhäsions-Theorie ist also in ihrer physikalischen Grundlage durchaus richtig und erklärungsstüchtig, wenn auch die Versuche, die BERTHOLD vor 20 Jahren zur Stütze seiner Theorie anführte, wie JENNINGS näher ausgeführt hat (l. c. p. 208), nicht ganz dem Sachverhalt gerecht wurden; die im Wasser auf den Schellackpfaden wandernden Chloroformtropfen erfüllen nunmehr in weitgehendstem Grade alle Ähnlichkeitsforderungen; sie zeigen zum mindesten, daß die »Verteilung« der Druckkräfte in der Amöbe und in den künstlichen Tropfen sehr ähnliche sein müssen. Obgleich JENNINGS selbst den früher angegebenen Versuch zur Stütze der BERTHOLDSchen Theorie angegeben hat, ist er in bezug auf die Wirkung der Oberflächenspannung betreffs der Amöben durchaus skeptisch. Er macht den Einwurf, daß bei einer kriechenden Amöbe, z. B. *A. verrucosa*, sehr häufig das kontrahierte Hinterende mit runzlicher Oberfläche erscheint, und daß man eine gleiche Runzelung der Oberfläche bekanntlich auch an Pseudopodien wahrnimmt, die in Rückziehung begriffen sind (l. c. p. 213).

»This is exactly the opposite of what should take place in a fluid contracting as a result of surface tension. In such a case the primary phenomenon is the decrease in surface; the latter should therefore, remain perfectly smooth and as small as possible.«

Dieser an sich auf den ersten Anblick sehr berechtigt erscheinende Einwand könnte dadurch zurückgewiesen werden, daß man sagt, so gut Pseudopodien und das Vorrücken der Amöben durch lokal differente Oberflächenspannungen<sup>1</sup> veranlaßt werden können, ebensogut können auch alle Falten auf lokale Differenzen in der Oberflächenspannung zurückgeführt werden. Die Faltentäler besitzen eine größere Oberflächenspannung als die Faltenberge, in der anomogenen Oberflächenschicht; aber Oberflächenspannung besitzen trotzdem alle Teile.

<sup>1</sup> Die Existenzfähigkeit verschiedener Oberflächenspannungen in der lebenden Zelle (= anomogene Oberflächenspannung ROUX) habe ich jüngst in meiner Entgegnungsschrift an M. HEIDENHAIN eingehend behandelt (vgl. RHUMBLER 05), so daß ich hier auf dieses Thema nicht näher einzugehen brauche.

Ich möchte aber trotzdem eine andre oder wenigstens etwas modifizierte Erklärung für die theoretisch offenbar sehr beachtenswerten Oberflächenrunzelungen für wahrscheinlich halten.

Ich habe immer schon in meinen vorangehenden Arbeiten darauf hingewiesen, daß bei den Colloiden, zu welchen das Plasma in seinen physikalischen Eigenschaften zu rechnen ist, »fest« und »flüssig« kein prinzipieller, sondern nur ein gradueller Unterschied ist (vgl. auch M. VERWORN 01, S. 568; W. PFEFFER, 04, S. 716) und »daß temporäre und lokale Verfestigungen innerhalb der lebenden Substanz nicht ausgeschlossen sind, auch wenn sich die lebende Zellinhalts-substanz in vielen Fällen mit physikalischer Genauigkeit als flüssig erwiesen hat. Auf lokale Verfestigungen der Zelloberfläche war ich früher schon bei späteren Embryonalzellen verschiedener Eier gestoßen, temporäre Verfestigungen könnten, etwa durch Übertreten des Hyaloplasmas in den gelatinierten Zustand und Wiederrücktreten in den flüssigen, also als reversible Gelatinierung etwa entstehen (vgl. RHUMBLER, 02, S. 320; auch: FISCHER und OSTWALD, 05). Den Amöben mit häutigem Plasma habe ich in meiner Theorie von 1898 bereits ein besonderes Kapitel gewidmet.

Ich glaube, kurz gesagt, daß die häufige Faltenbildung auf den Amöben ohne Rückströme tatsächlich nicht durch die Oberflächenspannungs-anomogenitäten von Flüssigkeiten, sondern durch die Spannungs-anomogenitäten festgewordener oder, um es gleich unzweideutig auszudrücken, »gelatinierter« Oberflächenhäute zu erklären sind. Die Begründung dieser Ansicht ist folgende.

Erstens habe ich früher schon vergeblich versucht *Amoeba proteus* und *Amoeba verrucosa* (RHUMBLER, 02, S. 310) durch künstlichen Kontakt mit einer Grenzfläche »Wasser-Luft« zum Bersten und Ausbreiten der Amöbensubstanz zu einer unendlich dünnen Haut auf der Grenzfläche zu bringen, ein Vorgang, der nach dem zweiten Capillaritätsgesetz wegen der hohen Capillaritätskonstante des Wassers von »fast« allen Flüssigkeiten erwartet werden muß<sup>1</sup>. Bringt man beispielsweise frühe aus ihrer Eihülle befreite Furchungszellen einer Amphibienmorula mit einer Wasseroberfläche in Connex, so werden die Zellen augenblicks von der Wasseroberfläche auseinandergerissen

---

<sup>1</sup> Vgl. RHUMBLER 02, S. 302. JENSEN (05, S. 842) hält für möglich, daß die Oberflächenspannung des Plasmas gegen Luft unter Umständen größer sein kann als diejenige von Wasser gegen Luft. Unter solchen Umständen würde eine Ausbreitung nicht erfolgen, und das Versagen der Ausbreitung ist deshalb kein untrügliches, sondern nur ein wahrscheinliches Anzeichen für »fest«.

und ihre absterbende Substanz breitet sich in fast unerkennbarer Feinheit über die ganze Wasseroberfläche aus (l. c. S. 304, Fig. 109). Wenn die Amöben durch ihre ganze Masse hindurch flüssig sind, so ist auch von ihnen die gleiche Ausbreitungserscheinung auf einer Wasseroberfläche als sehr wahrscheinlich zu erwarten. Diese Erwartung bestätigt sich aber offenbar nur bei einer verschwindend kleinen Zahl von Amöben; nämlich gerade bei solchen<sup>1</sup> — das ist theoretisch interessant —, deren Oberfläche die Ausbreitungserscheinungen mit Rückströmen während der Bewegung erkennen lassen; nämlich außer der schon früher von mir (l. c., S. 309) erwähnten *Amoeba limicola* Rhumbler, wie ich jetzt hinzufügen kann, auch bei *Pelomyxa*. Bei diesem Genus hat schon PENARD (02, p. 142) über das Zerschellen und die Ausbreitung der Leibessubstanz auf der Wasseroberfläche Mitteilung gebracht, ohne indes die richtige Erklärung dafür zu geben.

Das Ausbleiben der Ausbreitungserscheinung bei andern Amöben findet eine weitere Bestätigung in den Mitteilungen JENNINGS über Amöben, die an der Unterfläche der Wasseroberfläche (nach Schneckenart) umherkrochen (vgl. RHUMBLER, 02, S. 310; PENARD, 02, p. 83; JENNINGS, 04, p. 212).

Ich schließe also aus dem Versagen der Ausbreitungserscheinungen auf Wasser bei den Amöben ohne rückläufige Randströme, daß den betreffenden Amöben eine verfestigte »nicht flüssige« Oberflächenschicht zukommt, im Gegensatz zu den Amöben mit rückläufiger Randströmung.

---

<sup>1</sup> Bei *Amoeba blattae*, wo derartige Ausbreitungsversuche auf der Wasseroberfläche noch nicht vorliegen und auch schwer exakt auszuführen sind, da die Ausbreitungserscheinungen nur auf dem Oberflächenspiegel einer »reinen« Wasseroberfläche theoretisch zu erwarten sind und sekundäre Verunreinigungen aus dem Darm der *Blatta* sich schwer vermeiden lassen werden, zeigt eine andre Parallelerscheinung mit den Amphibienblastomeren (die ja die Ausbreitung auf dem Wasserspiegel prägnant zeigen), daß auch bei ihr die Oberflächenschicht nicht fest sein wird. In Wasser abgestorbene *Amoeba blattae* lassen sich genau ebenso, wie in Wasser abgestorbene Furchungszellen von Amphibien durch vorbeigeblasene Pipettenströme in konforme Wirbel versetzen, was eine Umhüllung dieser Wasserleichen mit einer festen Haut vollständig ausschließt (vgl. RHUMBLER 02, S. 335). Die Wasserleiche einer *Amoeba proteus*, die zu unsrer zweiten Kategorie von Amöben gehört, erwies sich dagegen bei einem kürzlich von mir angestellten Versuch selbst sehr heftig über sie hingejagten Pipettenströmen gegenüber ganz unzugänglich, ihre Oberfläche war von gallertartiger Zähigkeit. *Amoeba verrucosa* bläht sich beim Absterben zu einer von einer deutlichen Haut umspannten Kugel auf.

Einen zweiten Grund dafür, daß die häufige Faltenbildung im Ectoplasma der rückstromlosen Amöben auf Spannungsanomalitäten einer gelatinisierten Oberflächenhaut zurückzuführen ist, erblicke ich in der großen Ähnlichkeit, die unter Umständen auf älteren Schellackschichten wandernde Chloroformtropfen betreffs der Faltenbildung zeigen. Bei diesen Chloroformtropfen bildet sich eine zusammenhängende Schellackhaut die oftmals ein schwächeres oder deutlicheres Faltenrelief zeigt<sup>1</sup>, ohne daß die allerdings hierbei verlangsamte aber dadurch gerade den Geschwindigkeitsbereich der Amöben nähergerückte Bewegung der Chloroformtropfen darum zum Stillstande käme.

Die Dynamik innerhalb des Chloroformtropfens läßt sich leicht übersehen.

Der Schellack, der in dem Chloroformtropfen in Lösung war, tritt an der Oberfläche desselben durch die Einwirkung des Wassers in den Gelzustand über. Im Innern des Chloroformtropfens befindet er sich im gelösten Zustand, oder, wie man es bei Colloiden nennt, als »Sol«, auf der Oberfläche wird dieses Schellacksol unter dem Einfluß des angrenzenden Wassers in ein sogenanntes »Gel« umgewandelt; als Gel bezeichnet man den verfestigten Zustand eines Colloids, der durch Coagulation, Gerinnung und Erstarrung aus dem Solzustand hervorgeht<sup>2</sup>. Ein solches Gel, das gelegentlich auch als »gelatinierte Lösung« bezeichnet wird, »bietet mehrfache Eigentümlichkeiten; ein Mittelding zwischen fest und flüssig, der Größe der inneren Reibung nach, mehr zu den festen Stoffen hinneigend, sowie durch den Besitz einer deutlichen Verschiebungselastizität scharf von strengflüssigem Brei unterschieden, hat sie sich doch viele Eigenschaften der tropfbar flüssigen Lösungen bewahrt« (W. NERNST, »Theoretische Chemie«, 4. Auflage, Stuttgart 1903, S. 413). Diesen zwischen »Fest« und »Flüssig« schwankenden Eigenschaften entsprechend, ist auch der Übertritt eines Sols in den Gelzustand in der Regel kein abrupter, sondern ein in den Einzelfällen mehr oder weniger allmählicher, gradueller. Man denke etwa an das allmähliche Dickflüssigerwerden und die schließliche Erstarrung einer ursprünglich fast wasserflüssigen wärmeren geringprozentigen Gelatine-

<sup>1</sup> Gelegentliche Reliefbildungen auf der Oberfläche von ruhenden in Wasser liegenden Chloroformtropfen, denen Schellack zugemischt war, sind schon in der Arbeit von 1898 erwähnt (RHUMBLER 98, S. 302).

<sup>2</sup> Eine übersichtliche, für den Biologen berechnete Zusammenstellung der zahlreichen Faktoren, die zur Überführung eines Sols in ein Gel Anlaß geben, findet sich in der auch sonst in vieler Hinsicht für den Cytomechaniker empfehlenswerten Arbeit von MARTIN H. FISCHER und WOLFGANG OSTWALD 05.

lösung, bei der die allmähliche Abkühlung eine Gelatinierung durch Temperaturerniedrigung zur Folge hat. Die Gelatinierung ist häufig von einer Flüssigkeitsabgabe von seiten des gelatinierenden Sols begleitet (FISCHER und OSTWALD, 05, p. 232), was natürlich mit einer Kontraktion der in den Gelzustand übergetretenen Masse verknüpft sein muß, sofern die Flüssigkeit aus dem Gel austritt. Das ist aber augenscheinlich bei dem auf der Tropfenoberfläche mit dem Wasser in Berührung kommenden Schellack-Chloroform der Fall; das die Gelatinierung bewirkende Wasser drängt das Chloroform aus der Chloroformschellacklösung zurück und besorgt dadurch eine Kontraktion des gelatinierenden Schellacks. Dieser Kontraktion der ausgelatinierenden Schellackrinde ist die Fähigkeit des Weiterlaufens der Tropfen trotz der entstehenden Schellackhaut zuzuschreiben. Diese Kontraktion tritt nämlich schrittweise an Stelle der Oberflächenspannung und ersetzt diese in ihrer Wirkung allmählich vollständig, da sie ganz im gleichen Sinne wirkt, nämlich zentripetal wie die Oberflächenspannung auf die unterliegende Chloroformmasse drückt. Da sich die Schellackrinde nun in der Regel nicht überall gleichmäßig abscheidet, sondern häufig in Streifen sich dichter zusammenschiebt, so sinken diese Streifen infolge ihrer Kontraktion tiefer in den Chloroformtropfen ein und bewirken auf diese Weise die Faltung<sup>1</sup>.

Ganz entsprechend wird man sich nun auch den Vorgang bei den Amöben mit gelatinierter Oberflächenschicht zu denken haben.

Eine mit der Gelatinierung der Oberflächendecke verbundene Kontraktion ersetzt hier ganz offenbar die Oberflächenspannung, wir können von einem Gelatinierungsdruck der Oberfläche reden, und nunmehr sagen, daß bei Amöben mit gelatinisiertem Ektoplasma, der Gelatinierungsdruck<sup>2</sup> an verschiedenen Oberflächenstellen

<sup>1</sup> Man sollte denken, die Falten müßten im Laufe der Zeit immer tiefer werden, während sie tatsächlich immer nur flach bleiben. Dem Tiefersinken der Faltentäler wird dadurch gesteuert, daß durch allzutiefes Einsinken der Täler die Faltenberge zum Reißen gebracht werden und dann das Wasser einen erleichterten Zutritt an den gerissenen Stellen erhält. Es muß also jetzt an den Rißstellen auf den Faltenbergen eine beschleunigte Schellackabscheidung eintreten, die naturgemäß die Faltenberge in die Tiefe und darum unter dem hydrostatischen Gegendruck des Tropfeninneren die Faltentäler in die Höhe treibt; so daß eine wechselseitige Höhenregulation zwischen Faltenbergen und Faltentälern stattfindet.

<sup>2</sup> Man kann sich den »Gelatinierungsdruck« einfach so entstanden denken, daß das Lösungsmittel des Plasmas vom Wasser ausgewaschen wird, und dabei die gegen Wasser ausgefüllte, gelatinierende Substanz sich naturgemäß kontrahiert, doch sind auch andre Gelatinierungsursachen denkbar.

verschieden stark sein muß, wenn die Fortbewegung der betreffenden Amöben und die dabei auftretenden Faltenbildungen im Ektoplasma, durch diesen Druck ihre Erklärung finden sollen.

### c. Der Ento-Ectoplasmaprozeß bei rückstromlosen Amöben.

Zunächst liegt auf der Hand, daß der Gelatinierungsdruck am Vorderende der Amöbe am geringsten sein muß, denn hier liegt diejenige Stelle der Oberfläche, die unter dem Drucke der übrigen Oberflächenstellen stetig nach vorwärts gedrängt wird und die darum auch stetig geringer gespannt sein muß. Diese Forderung knüpft zugleich wieder direkt an die Tatsache an, daß bei den Amöben mit flüssiger Oberfläche der geringste Oberflächendruck gleichfalls am Vorderende, am Ausbreitungsscheitel gelegen ist. Wie bei den Amöben mit Rückströmen eine die Oberflächenspannung herabmindernde Substanz auf die Oberfläche der Amöbe tritt, die vorher im Inneren lag, so glaube ich nach wie vor, daß das gleiche auch bei den Amöben mit gelatinierter Oberflächenschicht der Fall ist, daß also sich auch bei ihnen der von JENNINGS, wie ich nicht zweifle, mit Unrecht in seiner allgemeineren Bedeutung und Verbreitung angezweifelte Ento-Ectoplasmaprozeß abspielt, nur mit der Maßgabe, daß wegen des Gelatinierungsprozesses der in das Ectoplasma neu eingeschalteten Substanz naturgemäß eine Ausbreitung derselben nach rückwärts nicht eintreten kann, und darum auch hier rückläufige Randströme nicht zur Ausbildung kommen können.

Was ist nun als Beleg für den behaupteten Ento-Ectoplasmaprozeß am Vorderende der Amöben mit gelatinierender Oberfläche beizubringen?

In erster Linie kann hier JENNINGS selbst als Gewährsmann herangezogen werden. Der Ento-Ectoplasmaprozeß geht als Notwendigkeit aus der Art hervor, wie das Vorderende auf seiner Unterlage bei *Amoeba verrucosa* und ähnlichen Amöben nach JENNINGS Schilderungen voranrückt. JENNINGS führt aus, daß das Ectoplasma auf der Unterlage und auch am Vorderende eine membranartige Verdichtung erfährt (l. c. p. 163).

»Thus at the anterior end there is, after a pause, a low barrier formed by this membrane. The next wave of advancing hyaloplasm arises just behind this barrier, overleaps it, and pushes forward; . . . This advancing wave when first formed is very thin, forming a mere sheet lying on the substratum. . . The thin sheet of hyaloplasm which has just pushed forward is bounded behind by a low wall, formed from the membrane which previously limited it in front (Fig. 17).

Now the granules of the endosarc flow forward until they reach this boundary; there they stop and become heaped against it (Fig. 17). After a time the membrane forming this barrier, since it is now completely enveloped by protoplasm, becomes dissolved and gives way in the manner described above; the granules then flow forward. Meanwhile, a new partial boundary has been left in front by the hyaloplasm ... and the whole process is repeated many times.«

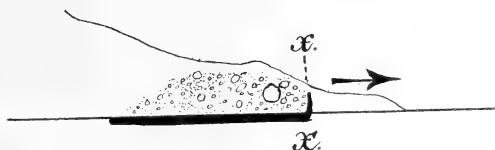


Fig. 17.

Schema des Vorderendes einer Amöbe von der Seite gesehen  
gedacht.  $xx'$  »low barrier« vgl. Text (nach JENNINGS).

Das Entoplasma bricht hier offenbar ähnlich wie bei den eruptiven Pseudopodienbildungen aus der früheren Oberfläche hervor, die ja in der »low barrier« zunächst sichtbar erhalten bleibt. Dieses Hervorbrechen des Protoplasmas bedingt mathematisch eine Oberflächenvergrößerung im vorfließenden Teil, und es ist ersichtlich, daß der hierzu notwendige Oberflächenzuschuß nicht in vollem Umfang von dem früheren Ectoplasma geliefert werden kann, sondern von einer neu eingeschobenen Ectoplasmastrecke geliefert werden muß, die nur durch Plasmazuschuß aus dem Inneren ihre Entstehung nehmen kann.

Würde nämlich das Ectoplasma der nach oben gewandten Oberfläche der Amöbe, die wir einmal kurz als dorsales Ectoplasma bezeichnen wollen, ohne Unterbrechung mit dem auf der Unterlage ruhenden ventralen Ectoplasma der »low barrier« in ungetrennter Kontinuität bleiben, wie es bei einem Ausschluß einer Neuentstehung von Ectoplasma der Fall sein müßte, dann müßte bei der feststehenden Lage der »low barrier« der zur Deckung des vorfließenden Pseudopodiums notwendige Oberflächenzuschuß allein von dem dorsalen Ectoplasma geliefert werden. Würde aber das Ectoplasma von dieser dorsalen Seite in vollem Umfange bezogen, dann müßte der Ectoplasmazufuß von der Dorsalseite aus, nachdem er über das vordere Ende der Amöbe herumgeflossen ist, in »rückläufiger Bewegung« nach der Basis der »low barrier« zurücklaufen. Da aber JENNINGS rückläufige Bewegung des Ectoplasmas bei diesen Vorgängen ausdrücklich ausschließt, so kann der Prozeß nicht in der genannten Weise ohne Neueinschaltung von Ectoplasma vor sich gehen. Es ist vielmehr bei der gegebenen Sachlage das Wahrscheinlichste, daß das auf dem Untergrunde vor der »low barrier« vorgeworfene und dort festhaftende Plasma der ventralen Oberfläche,

direkt aus dem Inneren ausgetreten den notwendigen Neueinschub von Ectoplasma darstellt, während das frontale und das dorsale Ectoplasma des vorgeworfenen Vorderendes von dem rückwärtigen dorsalen alten Ectoplasma stammt, das von dem vorrückenden Vorderende in der Richtung des Pfeiles mitgezogen worden ist und dadurch auch den übrigen Amöbenkörper zum Nachrücken veranlaßt hat. Nur unter solchen Umständen kann sich das Plasma über die niedrige Stauwand hinübergießen ohne rückläufige Strömungen zu produzieren.

Der Ento-Ectoplasmaprozeß wird aber noch aus einem andern Grunde zum logischen Erfordernis; es ist nämlich ohne weiteres ersichtlich, daß in der von JENNINGS geschilderten allmählichen Auflösung der ins Innere versenkten »low barrier« der reversible Gegenprozeß, den ich als Ecto-Entoplasmaprozeß bezeichnet habe, vorliegt. Wird aber an einer Stelle, wie JENNINGS schildert, Ectoplasma in Entoplasma umgewandelt, so muß aus früher (vgl. S. 16) schon genannten Gründen auch an einer andern Stelle Entoplasma zu Ectoplasma werden<sup>1</sup>, und keine Stelle ist für diesen Umwandlungsprozeß wahrscheinlicher und praktischer als der sich auf der Unterlage festhängende ventrale Teil der vorgestoßenen Plasmamasse.

Unter solchen Verhältnissen wird auch andres erklärlich.

1) Der auf dem Amöbeninhalt lastende Gelatinierungsdruck der gesamten Amöbenoberfläche bringt vor dem jedesmaligen Vorfließen der Amöbe denjenigen Teil des älteren Ectoplasmas am Vorderrand der Amöbe zum Bersten, der am meisten von rückwärts her nach vorn gezogen worden ist, und darum die stärkste Dehnung bzw. Widerstandsschwächung erfahren hat. So erklärt sich das Verweilen der Durchbruchsstelle am Vorderrand der Wanderform der Amöbe.

Der neu eingeschobené, auf der Unterlage festhaftende ventrale Ectoplasmatteil ist durch den Wiederhalt an der Unterlage vor dem Zerbersten geschützt. Das Bersten findet unter Stehenbleiben der »low barrier« der Dorsalfäche genähert statt, weil hier der stärkste Druck herrscht; nämlich weil die Wandreibung an der festhaftenden Unterfläche die Druckwirkungen der ventralen Plasmapartien nach vorn erheblich abschwächen oder ganz aufheben muß, während er in der Nähe der Dorsalfäche mit voller Wucht zur Geltung kommen muß. Ist der Durchbruch erfolgt, so hilft die Adhäsion der überfließenden Plasmamasse zu dem Untergrund, die Plasmamasse aus der Durchbruchsstelle herausziehen. Die

<sup>1</sup> Sonst würde ja die Amöbe bei längerem Vorwärtskriechen allmählich ihr ganzes Ectoplasma einbüßen.



vorfießende Plasmamasse wird also gleichzeitig, nachdem sie mit dem Untergrund in Berührung gekommen ist, von dem Gelatinierungsdruck der gesamten Amöbenoberfläche von rückwärts vorgestoßen und von vorwärts her herausgezogen. Bei den auf der Schellackschicht wandernden Chloroformtropfen ist ganz das gleiche der Fall.

2) Die Besonderheit, daß dieselbe Substanzstrecke am Vorderende der Amöbe auf der Unterlage festhaftet, während sie später, wenn sie von der Hauptmasse der Amöbe überschritten und ihrem Hinterrande genähert worden ist, nicht mehr haftet, läßt sich vielleicht mit dem fortschreitenden Gelatinierungsprozeß der neu eingeschobenen Ectoplasmastrecke in Zusammenhang bringen. Viele Colloide nehmen nämlich in der Nähe ihres Gelatinierungspunktes eine besonders klebrige Beschaffenheit an, die sie als Gel dann wieder verlieren (z. B. Gelatinelösung).

Im übrigen verkenne ich nicht, daß die angegebene Erklärung der lokal beschränkten Klebrigkeit nicht notwendig richtig zu sein braucht. Es ist vielmehr das lokal beschränkte Ankleben der Amöbe am Vorderrande auch dadurch erklärbar, daß das Protoplasma bei seinem ersten Kontakt mit der Unterlage infolge einer Reizwirkung klebrig wird, und dann diese Klebrigkeit mit der Dauer der Reizwirkung allmählich einbüßt. Schon VERWORN (89, S. 81) hat bei *Actinosphaerium eichhorni* die Beobachtung gemacht, daß die Pseudopodien hier bei einer gewissen Kraft mechanischen Anstoßes klebrig werden, während sie es von Haus aus nicht sind. Ich selbst konnte für die Pseudopodien verschiedener Rhizopoden zeigen, daß sie bei erstmaliger Berührung mit Glasfäden an dem Glasfaden eine klebrige Substanz anhängen, die sich zu langen Fäden ausziehen läßt<sup>1</sup> (RHUMBLER, 98, S. 162—172. Fig. 26). Je öfter man den Versuch beim gleichen Individuum wiederholt, desto mehr nimmt die Langausziehbarkeit der Fäden ab, und schließlich bei drei- bis viermaligem (RHUMBLER, 98, S. 160) Wiederholen des Reizes bleibt an der Nadel überhaupt kein Faden mehr hängen. In gleicher Weise könnte die beim ersten Berührungsreiz auf der Unterfläche der Amöbe geweckte Klebrigkeit mit der Dauer des Berührungsreizes am Hinterende verloren gehen. Auf alle Fälle macht die Erklärung des Haftens am Vorderende und des Nichthaftens am Hinterende bei der Amöbe ebensowenig Schwierigkeiten, wie bei ihrem Analogon, den Chloroformtropfen.

3) Schließlich erklärt sich auch die speziellere Lagerung der Faltensysteme am kontrahierten Hinterende der Wanderform von Amöben mit gallertigem Ectoplasma durch die periodische Einschaltung neuer Ectoplasmastrecken am Vorderende der Amöbe.

Man kann bei einer rasch fließenden *Amoeba (verrucosa) terricola* zwei Faltensysteme unterscheiden, das erste zieht von dem kontrahierten Hinterende wie die Strahlen eines Fächers nach dem verbreiterten Vorderende und wird von senkrecht dazu verlaufenden, dem Vorderrande konzentrisch gerichteten Quer-

<sup>1</sup> Die selbe Beobachtung hat neuerdings auch JENNINGS wieder gemacht. (JENNINGS, 04, p. 166. Fig. 55.)

fallen durchschnitten (Fig. 18). Dieses vordere Faltensystem ist nichts weiter als ein Trajektoriensystem, das die Übertragung des Zuges am verbreiterten Vorderende auf das in Kontraktion begriffene verschmälerte Hinterende vorstellt und trotz der nach vorwärts gerichteten Bewegung des dorsalen Ectoplasmas wie die Figuration eines Wellensystems seine relative Lagerung in der Dorsalfäche nicht ändert (vgl. JENNINGS, 04, p. 143), weil die Kräfteverteilung während des Vorwärtskriechens dieselbe bleibt.

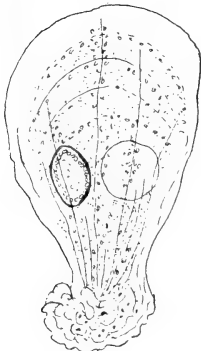


Fig. 18.

*Amoeba terricola* Ehrbg.  
(= *verrucosa*) mit ihren Ectoplasmafalten; nach PENARD.

Das kontrahierte Hinterende ist dagegen von einem welligen Faltensystem überzogen, das der hinteren Kontur der Amöbe, von unwesentlichen geringen Verschiebungen abgesehen, im wesentlichen parallel gerichtet ist. Dieses Faltensystem ist offenbar darauf zurückzuführen, daß das Ectoplasma durch die Einschiebung der Neustrecken am Vorderende ungleichaltrig ist, wenn es am Hinterende der Amöbe seine Umwandlung von der Ventral- zur Dorsalfäche durchmacht. Die noch nicht so stark gelatinisierten neueingeschobenen Ectoplasmastreifen erheben sich zu Faltenbergen, die mit ihnen abwechselnden älteren stärker gelatinisierten Ectoplasmastreifen sinken durch ihren größeren zentripetalen Druck zu Faltentälern ein (vgl. S. 33)<sup>1</sup>.

Man wird aus diesem Abschnitt die Überzeugung gewinnen, daß die von JENNINGS ermittelten rückstromlosen Ectoplasmaabewegungen, welche die Wanderformen von Amöben mit gallertiger Oberflächenschicht zeigen, sich ohne jeden Zwang der Annahme fügen, daß bei diesen Amöben die Oberflächenspannung, die das Aktionsmittel rückstromzeigender Amöben darstellt, durch den zentripetalen Gelatinierungsdruck der Oberfläche ersetzt ist. Da bei Colloiden der Übergang vom Sol zum Gel kein abrupter unvermittelter, sondern ein gradueller allmählicher ist, so erscheint jede Möglichkeit des Übergangs von rückstromzeigenden zu rückstromlosen Amöben phylogenetisch und ontogenetisch gegeben. Je zähflüssiger die während des Ento-Ectoplasmaprozesses in die Oberfläche eingeschobene Substanz ist, desto geringer wird ihre Ausbreitung

<sup>1</sup> Diese Druckdifferenzen im Faltensystem gleichen sich dann nach Fußnote S. 33 allmählich wieder aus, so daß dann beim Weiterücken des Ectoplasmas auf der Dorsalfäche das vordere Trajektorienfaltensystem mit einer gleichmäßig gelatinisierten Masse zu tun hat, die sich nur nach Maßgabe der Zugwirkung reckt und richtet, und darum eine durchaus regel- und sachgemäße Trajektorienanordnung liefert.

und hierdurch auch desto geringfügiger ihre Rückstrombildung sein, bis dann bei vollendeter Gelbildung die Rückströme auf 0 reduziert werden. Unter solchen Verhältnissen erlischt die Möglichkeit mit Hilfe der Rückströme vorwärts zu kommen, und es ist nicht zu verwundern, daß gerade diejenigen Amöben, bei welchen die Gelatinierung ihrer Oberfläche die Entstehung von Rückströmen hemmte oder hinderte, eine andre Art der Lokomotion zu hoher Ausbildung gebracht haben, nämlich die Ausbildung von Adhäsionsströmen, wie wir sie durch die Chloroformtropfen vom Zustand einer rein flüssigen zur gelatinierten und sogar zur vollkommen festen Decke durchgeföhrt sehen<sup>1</sup>, so daß hierdurch eine freie Entfaltungsbahn für übergängliche Flüssigkeitszustände des Ectoplasmas mechanisch ermöglicht erscheint.

Nicht ohne Interesse ist die Frage, warum die Amöben mit Rückströmen nicht gleichfalls ihre Bewegung durch Verlegen des Ento-Ectoplasmaprozesses auf eine einseitige Unterlage mit Hilfe von Adhäsionsströmen ausführen, die ja auch einer durchaus flüssigen Oberflächenschicht zugänglich sind. Diese Frage ist ganz augenscheinlich dahin zu beantworten, daß für die Amöben mit Rückströmen, *Amoeba blattae*, *Amoeba limicola* und die *Pelomyxa*-Arten dadurch, daß sie in ihren normalen Lebensverhältnissen »allseits« von Fremdkörpern umgeben sind, die Rückstromfontänen ein viel ausgiebigeres Bewegungsmittel abgeben mußten, als Adhäsionsströme, die am praktischsten für einseitige Unterlagen arbeiten. *Amoeba blattae* hat sich im Darm der Küchenschabe allseits an ihr vorbeistreichenden nach dem Darmausgang fortbewegten Fremdkörpermassen gegenüber zu behaupten, *Amoeba limicola* und die *Pelomyxa*-Arten<sup>2</sup> leben auf allen Seiten von Detritusteilchen und Quarzkörnchen umgeben mitten im Schlamm.

Je nachdem, ob sich bei dem wechselnden Spiel vitaler Verhältnisse der Ento-Ectoplasmaprozeß als Ausbreitungsströmung oder Adhäsionsstrom abspielt, ob er in einer noch flüssigen oder in einer der Gelatinierung nahen oder bereits gelatinierten Oberflächenschicht statt hat, wird man auch bei ein und derselben Amöbenart unter

---

<sup>1</sup> Bei Chloroformtropfen, die lange auf Schellack gekrochen sind, bildet sich eine solide dorsale Decke aus, die sich schließlich an den rollenden Bewegungen nicht mehr beteiligt, der Strömungsprozeß spielt sich dann unterhalb der Decke vorwiegend am Vorderrand des Tropfens ab.

<sup>2</sup> Mit dieser Lebensweise ist auch eine weitere Eigentümlichkeit namentlich größerer *Pelomyxen* in wahrscheinlichen Zusammenhang zu bringen; ich vermute, daß die reichliche Aufnahme von Quarzkörnchen bei größeren *Pelomyxen* den Tieren Einsinken und Aufenthalt im Schlamm erleichtern soll, der spezifisch schwerere Schlamm würde sonst das Eindringen der spezifisch leichten Lebewesen verhindern. Die Vielkernigkeit sichert durch Erhöhung der Regenerationsfähigkeit von Bruchstücken die leicht verletzbaren Tiere gegen die Gefahr der Vernichtung beim Durchkriechen der Schlammmassen.

Umständen rückstromzeigende und rückstromlose Bewegungen in temporärem Wechsel zu gewärtigen haben. So bin ich nicht im Zweifel, daß BLOCHMANN (94, S. 83, Fig. 1) in dem Sinne, wie es JENNINGS (04, p. 150) auseinandergesetzt hat, Wanderformen der *Pelomyxa* vor sich hatte, die sich mit Hilfe von Adhäsionsströmen auf dem Objektträger bewegten, als er die vorwärtsläufigen Randströme im Gegensatz zu F. E. SCHULZE, BÜTSCHLI und mir beobachtete.

Ein Wechsel der Strömungsarten unter verschiedenen Verhältnissen ist unter den Amöben ganz ungemein weit verbreitet (vgl. M. VERWORN, 03, S. 200; RHUMBLER, 98, S. 196; VAHLKAMPF, 05, S. 175). Ich nenne hier zwei neue Beispiele (Fig. 19 u. 20). Fig. 20 zeigt eine *Amoeba proteus*, welche bei vollständiger Ruhe der Außenschichten

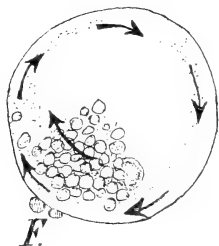


Fig. 19.

*Amoeba blattae* zeigt nach Wasserzusatz eine zirkulierende Innenströmung, welche die ganze Zusammenhäufung von Nahrungskörpern im Inneren mit sich wälzte, aber die außen angeklebten Fremdkörper (F) nicht fortbewegte. Vergr. etwa 200/1.

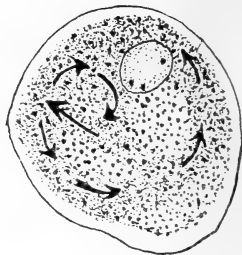


Fig. 20.

*Amoeba proteus* Rösel, nach Umsetzung in andres Wasser unter Abkuglung in Innenströmungen versetzt; das Ectoplasma fast hautartig abgesetzt. Vergr. etwa 200/1.

im Inneren sonst nicht vorhandene Zirkulationsströme zeigte, als sie in andres Wasser umgesetzt wurde; Fig. 19 veranschaulicht eine *Amoeba blattae*, die bei erneutem Wasserzusatz in ähnliche innere Strömungen versank; die Wirbel drehten, ohne daß außen angeklebte Fremdkörper die Wirbel mitmachten; das Verhalten war also hier wesentlich anders als es früher geschildert wurde. Man wird mit derartigem Wechsel der Strömungen bei widersprechenden Angaben zu verlüssiger Autoren stets zu rechnen haben; sie erklären sich durch den Wechsel der Oberflächenspannungskräfte unter veränderten Innen- und Außenbedingungen und treten, soweit ich sehen kann, nie aus dem Bereich der Nachahmungsfähigkeit durch anorganische Flüssigkeiten heraus. Die letztgenannten Zirkulationsströme bei ruhender Oberfläche lassen sich z. B. leicht an Chloroformtropfen

wahrnehmen, die nach längerem Laufe den Anschluß an die Schellack-schicht irgendwie verloren haben; auch bei Öltropfen, die in Alkohol versenkt worden sind, stellen sie sich ein.

#### d. Die Ectoplasmabewegung auf den Pseudopodien.

Für Pseudopodien, die auf dem Untergrund haften, gelten nach JENNINGS (04, p. 152) die gleichen Verhältnisse wie für die Wanderformen der Amöben; dorsales Vorwärtsfließen, frontales Überwandern auf den Untergrund, dann Ruhe auf dem Untergrund. Natürlich ergibt sich hieraus auch die gleiche mechanische Erklärung, nur daß das Vorbrechen der Protoplasmamasse hier nicht in breiter Frontlinie sondern an beliebigen circumscripten Stellen in engerer Umschränkung erfolgt. Man erhält eine Nachahmung dieser Vorgänge, wenn man einen Chloroformtropfen in Wasser auf einen Schellackfleck aufsetzt, der sich nach verschiedenen Seiten verzweigt; der Chloroformtropfen muß natürlich so groß sein, daß er mehrere Abgangsstellen der Zweige gleichzeitig berührt.

Eine besondere Besprechung erfordern aber die frei in das Medium vorgereckten Pseudopodien.

JENNINGS (04, p. 156) kommt durch Tuschezusatz betreffs der freien Pseudopodien zu folgendem Resultat, das ich in Übersetzung wiedergebe.

»1) Das Pseudopodium wächst der Hauptsache nach (chiefly) von der Basis aus in die Länge, so daß jeder Teil auf der Oberfläche nahezu seine ursprüngliche Entfernung von der Spitze beibehält.

2) Der Oberflächenzuwachs während der Verlängerung des Pseudopodiums wird nicht durch Auswärts- und Rückwärtsfließen des Entoplasmas an der Spitze verursacht, sondern durch Verlagerung eines Teils der Oberflächenschicht des Körpers auf das Pseudopodium hinüber. Die gleiche Substanz verharrt von Anfang an an der Pseudopodiumspitze.

3) Demnach ist die Bewegung eines freien Pseudopodiums gleich derjenigen eines Pseudopodiums auf einer Unterlage, mit der Maßgabe jedoch, daß in letzterem Falle eine Seite durch die Festheftung auf der Unterlage festgehalten wird. Beim freien Pseudopodium bewegen sich alle Seiten nach außen, beim festgehefteten alle Seiten bis auf eine.

Die Außenschicht des Körpers mag zweifellos während ihrer Verlagerung auf das Pseudopodium dicker oder dünner oder in andrer Weise modifiziert werden. Ich bin gar nicht geneigt, die Möglichkeit

einer Umbildung von Entoplasma in Ectoplasma und vice versa zu verneinen. Die Beobachtungen zeigen jedoch, daß diese Substanzumwandlung sich nicht als eine Regel, mit Hilfe von Fontänenströmen, wie sie in den Diagrammen von RHUMBLER dargestellt sind, auf den Pseudopodien abspielt.

Fernerhin mag die Oberfläche des Pseudopodiums durch das Einströmen von Entoplasma, das eine Art Streckung der Außenlage verursacht, vergrößert werden und auch dadurch das Auftauchen von Substanzportionen auf der Oberfläche veranlaßt werden, die vorher bedeckt waren.«

Ich habe gegen diese Aufstellungen im allgemeinen, da sie den Ecto-Entoplasmaprozeß zulassen, wenig einzuwenden. Doch muß ich

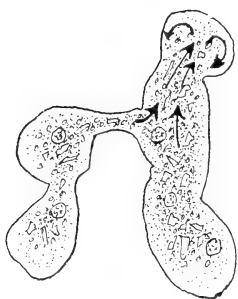


Fig. 21.

*Pelomyxa penardi*, ein Lobopodium unter Ausbreitungsströmung vorschiebend, vom Deckglas etwas gepreßt (vgl. Fig. 4b). Vergr. etwa 250/1.



Fig. 22.

*Amoeba blattae*, Lobopodien unter Ausbreitungsströmung vorschiebend. Vergr. etwa 200/1.

auch hier das Vorkommen von echten Ausbreitungserscheinungen mit rückläufigen Randströmen für diejenigen Amöben aufrecht erhalten, bei denen ich diese Strömungen an der ganzen Amöbe in dieser Arbeit nachweisen konnte. Ich gebe hierfür nur die Fig. 21 und 22, die einer weiteren Erläuterung nicht mehr bedürfen.

Ferner bleibt dem theoretisch ausbeutbaren, z. B. für die Theorien VERWORNs und JENSENS sehr verwendbaren Ecto-Entoplasmaprozeß noch die Möglichkeit eines größeren Geltungsbereiches in weit höherem Grade, als es ihm von JENNINGS offenbar zugestanden wird.

Die neuen Beobachtungen JENNINGS bezüglich der Ectoplasma-bewegung auf den freien Pseudopodien beweisen, so sehr sie als neuerrungene Kenntnisse zu begrüßen sind, absolut gar nichts gegen die Geltung der Oberflächenspannung oder gegen die Geltung ein-

facher Flüssigkeitsgesetze oder gegen den Ento-Ectoplasmaprozeß. Man braucht nicht einmal eine Gelatinierung auf der Oberfläche anzunehmen, um das Wachsen der Pseudopodien an der Basis und den Verbleib aufgestreuter Körperchen in gleichem Abstand von der Spitze beim Größerwerden der Pseudopodien zu erklären. Dies Verhalten erklärt sich einfach daraus, daß die Sarkode längeren Druckwirkungen gegenüber wie eine plastische Masse reagiert. Ein Verhalten, das, wie ich früher gezeigt habe, sich selbst bei durchaus flüssigem Strukturbau des Plasmas ohne weiteres aus dem wabigen Bau des Plasmas mechanisch ableiten läßt (RHUMBLER, 02, S. 367 u. ff., GURWITSCH, 04, S. 9).

Zu den früher genannten Belegen für die plastische Reaktion lebender Plasmakörper längere Zeit anhaltenden Druckwirkungen gegenüber, schiebe ich hier zwei neue ein.

Ein großes kugelig kontrahiertes Exemplar von *Pelomyxa palustris* konnte ich durch langsamen Druck auf das Deckglas zu einer dünnen kreisförmigen Scheibe plattdrücken; nach Aufhören des Druckes behielt die Amöbe noch längere Zeit ihre Abplattung bei und kehrte erst ganz allmählich zur Kugelform zurück um dann bald wieder ihre normalen Bewegungen aufzunehmen. *Pelomyxa* gehört, woran ich hier erinnere, zu denjenigen Amöben, die ihren flüssigen Strukturbau durch Ausbreitung auf der Wasseroberfläche bekunden.

Bei *Lieberkühnia paludosa* (Cienk.), die durch sehr rasche Protoplasmaströmung in ihrem Innern auf eine verhältnismäßig leichtflüssige Beschaffenheit ihres Plasmas schließen läßt, vermochte ich einen großen Teil ihres Plasmakörpers aus einem Loch der weichen Schale, durch Druck auf das Deckglas in Wurstform herauszudrücken (Fig. 23). Die ausgepreßte Wurst trat wie eine Fäkalie aus einem Darmende hervor, sie wuchs an ihrer Basis und die auf ihrer Oberfläche erkennbaren Fremdkörper (Nahrungskörper) veränderten beim Austreten ihren Abstand von der Spitze der Auspressung nicht, sie verhielt sich also in dieser Beziehung ganz entsprechend den Angaben JENNINGS über die freien Pseudopodien<sup>1</sup>.

Man braucht sich bei diesem Versuch nur vorzustellen, daß auf dem ausgepreßten zylindrischen Plasmateil durch Berührung mit dem Wasser ein Ectoplasmamantel entsteht — was allerdings nicht der Fall ist, weil es sich bei *Lieberkühnia* um einen reticulären Rhizopoden handelt, der überhaupt keine besondere Ectoplasmaschicht erkennen läßt — um ein lebendes Analogon zur besprochenen Pseudopodienbildung zu haben; und dabei wäre klar, daß das ganze Ektoplasma neu auf dem Pseudopodium nachträglich entstehen könnte, ohne den von JENNINGS hervorgehobenen Tatsachen irgend welchen Abtrag zu schaffen.

---

<sup>1</sup> Im weiteren Verlauf setzte der ausgepreßte zylindrische Faden eine große Menge von Ingesta ab, während der plasmatische Teil sich unter starker Strömung in das Schaleninnere zurückzog, zum Teil auch schon vor seinem Rückzug in das Schaleninnere feine reticuläre Pseudopodien allseitig ausschickte. Der Versuch verlief bei drei Exemplaren in übereinstimmender Weise.

Läßt man einen Schaum (einen kleinblasigen Seifenschaum etwa) unter Druck oder unter Wirkung der Schwerkraft aus einem Gefäß etwa einfach aus dem unteren Ende eines Trichters ausfließen, dann geschieht der Ausfluß bei geeigneter Konsistenz des Schaumes in Form eines mehr oder weniger kurzen, am Vorderende zugespitzten Zylinders, dessen einzelne Schaumwabens ihre Lagerung zur Spitze bis zum periodischen Abfallen des ausgetretenen Zylinder-

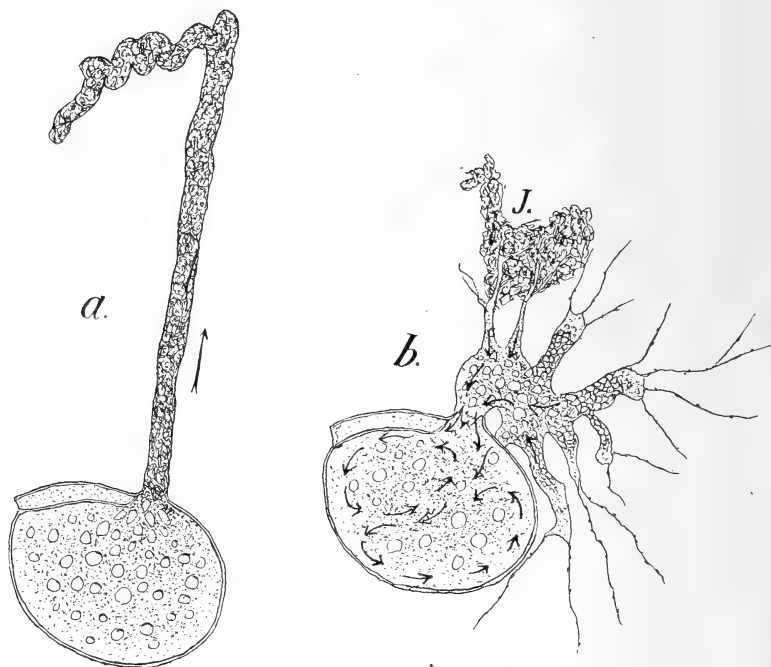


Fig. 23.

*Licherkühnia paludosa* (Cienk.) bei *a* gedrückt, der Weichkörper wird mit seinen Inhaltsbestandteilen in Wurstform plastisch aus einem durch den Druck in der Schale entstandenes Loch herausgepreßt; bei *b*, etwa 20 Minuten später, die Ingesta (*J*) sind ausgezogen, das Plasma zieht sich unter stellenweise starkem Schaumigwerden durch die Rißwunde in die Schale zurück. Vergr. 150/1.

stückes in keiner Weise verändern. Bläst man Staubpartikelchen gegen die Oberfläche des austretenden Schaumzylinders, so zeigen sie ganz das gleiche Verhalten wie die Rußpartikelchen auf den freien Pseudopodien; sie ändern ihre Lage zur Spitze nicht und rücken mit der Längenzunahme des Ausflusses stetig von der Ausflußöffnung weiter ab. Es würde an dieser Tatsache natürlich gar nichts geändert, wenn man auch hier, der Ectoplasmabildung vergleichbar, eine sekundäre Umwandlung der oberflächlichsten Wabenschichten vornehmen könnte. Daraus erhellt für uns, daß angesichts des



wabigen Protoplasmaabau und des dadurch bedingten »plastischen« Ausfließens der Pseudopodien, die JENNINGSSchen Befunde jeden Grad von Neubildung des Ectoplasmas aus vorher nicht ectoplasmatischen Teilen zulassen und daß also diese Befunde nicht als Gegenbeweis gegen einen in größerem Maßstabe sich abspielenden Ento-Ectoplasmaprozeß angeführt werden können; dagegen muß anerkannt werden, daß sie »für die JENNINGSSchen Beobachtungsfälle« die Entstehung von Ectoplasma vorwiegend an der Pseudopodienspitze durch Ausbreitungsströme ausschließen; derartige Ausbreitungsvorgänge mit Rückströmen sind offenbar auch bei der Pseudopodienbildung nicht sehr weit verbreitet, ihr Vorkommen ist aber wiederum von großer Wichtigkeit, da diese Ströme mit geradezu zwingender Beweiskraft auf die Tätigkeit der Oberflächenspannung hinweist, die zwar auch in andern Fällen standhält, in den andern Fällen aber auch andre Erklärungen zuläßt und in manchen Fällen, bei häutiger Gelatinierung des Ectoplasmas nämlich, direkt eine andre Erklärung erfordert, nämlich Eintreten des Druckes des gelatinierenden Ectoplasmas an Stelle der Oberflächenspannung. Diese Substituierung der einen Druckart durch die andre macht, um es noch einmal zu sagen, keine Schwierigkeit, da bei Colloiden Fest und Flüssig nur graduelle, nicht prinzipielle Verschiedenheiten bedeuten. Die Pseudopodienbildung ist dann in solchen Fällen auf anomogenen Druck in der Ectoplasmagelatinierung zurückzuführen, ebenso wie bei reinflüssiger Beschaffenheit des Ectoplasmas auf anomogene Oberflächenspannung (Roux).

So hält denn auch die früher von mir gegebene allgemeine Erklärung der Amöbenbewegung den neuen Beobachtungen JENNINGS über die Ectoplasmabewegungen gegenüber stand (RHUMBLER, 98, S. 189): »Das Ectoplasma verhält sich wie ein Sack — wenn wir einmal davon absehen, daß es keine konstante, sondern substantiell wechselnde Wandung darstellt, — der von allen Richtungen her gestoßen und gezogen werden kann und dessen flüssiger Inhalt deshalb bald dahin, bald dorthin hin und her bewegt und dadurch in mannigfach wechselnde Strömungen versetzt wird.«

Ferner S. 187: »Die rückläufigen Fontänenströme, die wir bei *Amoeba guttula* beobachteten, brauchen dabei gar nicht zur Ausbildung zu kommen, die Amöben können sich durch einfache Substanzverlagerungen nach vorn bewegen. Durch welche Art von Strömen diese Substanzverlagerungen stattfinden, ist ganz gleichgültig, »Substanz nach vorn« lautet der Befehl, der von der verringerten Ober-

flächenspannung<sup>1</sup> gegeben wird; auch die vorwärtsläufigen Randströme, die oben erwähnt wurden, fördern die Amöbenbewegung, indem sie diesem Befehle Folge leisten.« (Man vgl. auch RHUMBLER, 98, S. 195; W. PFEFFER, 04, S. 716.)

### III. Nahrungsaufnahme. Schluß.

Ebensowenig wie ich die Oberflächenspannungstheorie in ihrer Bedeutung für die Bewegung der Amöben durch die JENNINGSSchen Beobachtungen gefährdet sehe, genau ebensowenig vermag ich eine Gefahr in ihnen für die mechanischen auf die molekularen Adhäsions- und Kohäsionskräfte gegründete Erklärung der Nahrungsaufnahme zu erblicken.

Ich will hier nur einiges erwähnen. Ich hatte früher (98, S. 230, Fig. 57) einen Chloroformtropfen in Wasser<sup>2</sup> gelegt und seine Oberfläche mit einem feinen Schellackfaden in Berührung gebracht. Wie physikalisch-theoretisch zu erwarten war, wurde der Schellackfaden, der um vielmals länger als der Durchmesser des Chloroformtropfens war, von dem Chloroformtropfen erfaßt und im Innern des Chloroformtropfens zu einem Knäuel aufgewickelt, so daß der Schellackfaden unter Aufrollung vollständig aus dem Wasser heraus in den Chloroformtropfen hineingezogen wurde<sup>3</sup>.

Dieser Versuch sollte die mechanische Ermöglichung der Aufnahme von Oscillarienfäden durch die *Amoeba verrucosa*, die in ganz ähnlicher Weise diese Algenfäden in sich aufrollt (RHUMBLER, 98, S. 211; LANG, 01, S. 39; ähnlicher Vorgang bei LEIDY, 79, S. 86), auf Grund von Adhäsionskräften dartun.

Hierzu bemerkt JENNINGS (04 [a], S. 637):

»Dieser Versuch ist ein interessantes Beispiel für eine der vielen Schwierigkeiten, die Arbeiter auf diesen Pfaden umgeben — für die

<sup>1</sup> Man wird in der Folge besser im allgemeinen Sinne von der »Spannung der Oberfläche«, die dann alle Sonderfälle umgreift, sprechen; von Oberflächenspannung aber nur dann, wenn man in Einzelfällen das Flüssigsein der Oberfläche auf irgend eine Weise erwiesen hat.

<sup>2</sup> Man benutzt am besten durch Auskochen vor dem Versuch möglichst luftfrei gemachtes Wasser, weil sonst leicht Luftblasen an der Grenzfläche Wasser-Chloroform abscheiden, die den Aufwicklungsvorgängen im Wege sind, und altes Chloroform.

<sup>3</sup> Dieser Versuch war als Beleg für die Möglichkeit ausgeführt worden, daß eine Flüssigkeit ein gegebenes nachgiebiges Fadenmaterial, aus einer andern Flüssigkeit heraus, zu welcher der Faden weniger adhärirt, in sich hineinziehen kann, und zwar mit einer Kraft, die ausreicht, den Faden in Knäuelschlingen zu legen.

Tatsache nämlich, daß selbst die Nachahmung nicht mit der gegebenen Erklärung übereinzustimmen braucht. Die Aufknäuelung des Schellackfadens ist nicht in der von RHUMBLER vermuteten Weise erklärbar; die Oberflächenspannung des Tropfens hat in Wirklichkeit gar nichts damit zu tun. Das wird durch die Tatsache belegt, daß der Schellackfaden in derselben Weise aufgeknäuel wird, wenn er in einem größeren Gefäß mit Chloroform untergetaucht wird, derart, daß er nirgends mit den Oberflächenhäutchen in Berührung kommt.«

In JENNINGS (04, S. 224) wird sogar behauptet, daß das im Chloroformbassin entstehende Knäuel ebenso klein und geschlossen sei als dasjenige im Tropfen. (!)

Ich muß nach eingehender Nachprüfung die Richtigkeit des JENNINGSschen Einwandes auf das entschiedenste bestreiten. Wenn JENNINGS bei allseitigem Untertauchen des Schellackfadens in ein Chloroformbassin Knäuel erhalten hat, dann hat er an dem Gefäß gewackelt oder er hat das Chloroform besonders starken Verdunstungsströmen ausgesetzt. Die Schellackfäden werden innerhalb des Chloroforms äußerst klebrig und sind durch ihr geringes spezifisches Gewicht nach dem Aufquellen im Chloroform äußerst leicht in flottierende Bewegung zu bringen, die jeder stärkeren Strömung nachgibt. Es genügt eine etwas unstete Überführung des Gefäßes vom Tisch auf das Mikroskop, um durch diese Schwankungen den Faden hin und her zu bewegen und dadurch Aneinanderhängenbleiben der gegeneinander schlagenden klebrigen Fadenstücke und dadurch eine Art Knäuelbildung zu veranlassen. Läßt man das Gefäß ruhig stehen, überdeckt man es, um zu starke Verdunstungsströme zu verhindern, mit einem Glasdeckel, oder noch besser, — des Vergleichs mit den in Wasser liegenden aufknäuelnden Tropfen wegen, — gießt man eine Wasserschicht über das Chloroform, in das der Schellackfaden in toto eingeführt wird, so erfolgt auch nicht die Spur einer Aufrollung. Das System Schellackfaden-Chloroform besitzt in sich keinerlei Art von aufrollenden Kräften, wie sich a priori erwarten läßt, da das Chloroform von allen Seiten aus auf den Schellackfaden in gleicher Weise einwirkt; auch entstehen durch die Berührung mit dem Wasser nicht etwa Strömungen im Chloroform, die die Knäuelung bewirken<sup>1</sup>, sondern die Aufknäuelung wird allein durch

<sup>1</sup> Es entstehen zwar, namentlich zu Anfang des Versuchs, Strömungen im Chloroformtropfen, diese verlaufen aber der Richtung nach, wie sich leicht beobachten läßt, ganz unabhängig von der Richtung, in der der Schellackfaden aufgeknäuel wird.

die Importkräfte, welche die Grenzfläche Chloroform-Wasser gegen den Schellackfaden ausübt, in meinem Experiment besorgt. Hieran läßt sich nichts umdeuten<sup>1</sup>.

JENNINGS gibt uns eine interessante Schilderung von der Jagd einer größeren Amöbe auf eine kleinere (l. c. p. 199, Fig. 75; auch PENARD, 02, p. 700 und LEIDY, 79, S. 427, Fig. 12—19). Die kleinere wurde mehrmals von der größeren erreicht und partiell umflossen, es gelang ihr aber immer wieder, sich aus der Umfließung frei zu machen. Ich erinnere mich, selbst Zeuge einer derartigen Jagd, und zwar mit merkwürdig ähnlichem Verlauf, gewesen zu sein, die kleinere wurde von der größeren gefaßt, entrann, wurde wieder gefaßt, entrann wieder, wurde abermals gefaßt und entkam schließlich. Hierbei war erstaunlich, wie die größere Amöbe immer aufs genaueste trotz zeitweise größeren Abstandes der in der Richtung wechselnden Fährte des Flüchtlings zu folgen wußte. Muß man hier nicht eine Sinneswahrnehmung irgend welcher Art und eine komplizierte Auslösung zweckmäßig auf den Fang gerichteter Bewegungen annehmen? Ich glaube nicht; man kann sich den Verfolgungsvorgang ohne Witterungsorgane in der Weise bei der Amöbe ausgelöst denken, daß die verfolgte Amöbe auf dem Untergrunde eine Kriechspur hinterließ (vgl. RHUMBLER, 98, S. 168), welche in analoger Weise eine Erniedrigung der Spannung der Oberfläche bei der verfolgenden Amöbe auslöste, wie dies ein aufgezeichneter Schellackpfad dem Chloroformtropfen gegenüber tut.

Wie allerdings die früher schon von andern Autoren und neuerdings von JENNINGS wieder gemachte Beobachtung, daß verschiedene Amöben ihre Beute einfangen, indem sie seitlich an der Beute vorbei Pseudopodien schicken<sup>2</sup>, die sich vor ihr zusammenschließen, so daß die Beute zusammen mit einer Wasserhülle umschlossen wird, auf das wechselnde Spiel differenter Spannungen der Oberfläche zurückzuführen ist, bleibt zunächst ein ungelöstes, aber darum doch kein

---

<sup>1</sup> JENNINGS gibt im übrigen zu, daß die von mir gegebene Mechanik der Algenanfröhlung richtig sein kann, wenn auch, wie er irrtümlicherweise meint, der von mir gegebene Vergleichsversuch falsch gedeutet sei. Die Richtigstellung der Versuchsdeutung schien mir angezeigt, damit in Zukunft der vermeintliche Irrtum nicht weiter gegen die Vergleichsexperimente der Zellmechanik ausgespielt werden kann. Denn derartige Vergleichsversuche geben eine der wichtigsten Kontrollen für die mechanische »Möglichkeit« der aufgestellten Theorien ab. Jeder unbegründete Angriff ist daher von ihnen fernzuhalten.

<sup>2</sup> Ähnliches tut übrigens auch ein Quecksilbertropfen bei BERNSTEINS Experiment, vgl. BERNSTEIN (00).

prinzipiell unlösbares Problem. Möglich, daß hierbei andre Kräftespiele, die ja dem chemischen Stoffwechsel des Lebens der Amöbe reichlich zur Verfügung stehen werden (osmotische elektrische Vorgänge usw. usw.), in Wirksamkeit treten. Es soll ja mit der Heranziehung der Oberflächenspannung als Erklärungsprinzip durchaus nicht gesagt werden, daß nur die Spannung der Oberfläche das Energiemagazin für alle Handlungen der Amöbe abgebe. Eins aber scheint gewiß: Die Amöbe hat sich offenbar die einfachsten Mittel der Oberflächenspannung, oder allgemeiner gesagt, der Spannung der Oberfläche, die sich innerhalb der Amplitude des Stoffwechsels und seiner lokalen Konstellationen ändert, in hohem Grade nutzbar gemacht, um Reiz und Reizeffekt möglichst unmittelbar aneinander zu schließen. Damit ist aber durchaus nicht gesagt, daß diese einfachsten Mittel auch die einzigen sein müßten.

Ich habe mich immer dagegen gewehrt, daß meine Vergleichsversuche zwischen anorganischer und organischer Mechanik als Konvergenten<sup>1</sup> aufgefaßt werden, die früher oder später zum Zusammenreffen gebracht werden könnten. Ich war immer bemüht, den reinen Parallelwert dieser Versuche besonders hervorzuheben, die nur in durchaus bewußt und gewollt einseitiger Weise den mechanischen Teil der Vorgänge betreffen, und die schon dadurch von jeder Kurve des Lebens in bleibendem Abstand gehalten werden, daß in beiden Reihen vornweg der Chemismus ein grundsätzlich verschiedener ist, von den eventuell tätigen psychischen Momenten der lebenden Substanz ganz abgesehen<sup>1</sup>. Dadurch, daß die organischen Vorgänge vom organismischen Stoffwechsel abhängig sind, werden sie zu »autogenen« (PFEFFER), und in dem autogenen Umsatz und Kräftespiel wird sich manche Kräftekonstellation erreichen lassen, die den anorganischen Tropfen der Vergleichsexperimente nicht ohne weiteres zugänglich sind. Solche Ausnahmen tun aber der Tatsache nicht Abtrag, daß die Amöbe im großen und ganzen höchst einfache, aus

---

<sup>1</sup> Dem nicht nach dem Ende unsrer Erkenntnis hinzielenden Werte der Zellmechanik hat kürzlich W. PFEFFER (04, S.717) treffenden Ausdruck verliehen: »Mag nun eine mechanische Aktion durch Oberflächenenergie, durch osmotische oder chemische Energie oder durch ein andres Energiemittel vollbracht werden, so ist durch die Präcisierung des Energiemittels und der mechanischen Ausführung ein Fortschritt, aber keineswegs eine völlige Einsicht in den physiologischen Prozeß gewonnen. Denn mit einer solchen Präcisierung bleibt die Gesamtheit der physiologischen Tätigkeiten und Operationen unbestimmt, durch welche die bestimmt gerichtete Nutzbarmachung des bezüglichen Energiemittels im Dienste des Organismus vorbereitet und erzielt wird.«

dem Aggregatzustand ihrer Komponenten ableitbare mechanische Mittel verwendet hat, um den mechanischen Anforderungen der Außenwelt bezüglich der Bewegung, Nahrungsaufnahme, der Ausbildung der eignen Körpergestalt u. dgl. zu genügen. Möglich, daß schon in der Amöbe eine Miniaturpsyche<sup>1</sup> wohnt. Aber gering sind augenscheinlich die Anforderungen, die an die Fähigkeiten und Leistungen dieser Miniaturpsyche gestellt werden, es genügt z. B. für die Bewegung der Amöbe, daß sie auf irgend eine Weise an irgend einer Stelle den Anstoß zum Ento-Ectoplasmaprozeß abgibt, um die Amöbe in bestimmter Richtung auch ohne weitere Beihilfe der Miniaturpsyche so lange fortrollen zu lassen, bis sie auf gleichfalls unbekannte Weise den Prozeß wieder abstellt. An dieser stark gestützten Auffassungsmöglichkeit haben auch die neuen JENNINGSSchen Beobachtungen nichts geändert.

### Anhang.

#### Diagnose zu *Pelomyxa penardi* sp. n.

Die im Text als *Pelomyxa penardi* bezeichnete Rhizopodenform gibt sich als zu dem Genus *Pelomyxa* gehörend dadurch zu erkennen, daß sie mehrere (etwa 4—12) Kerne besitzt und daß sie in ihrem Innern eine große Zahl von bakterienähnlichen Stäbchen beherbergt, die allerdings in dem intakten lebenden Tier nicht sichtbar sind, aber sofort deutlich werden, wenn das Tier unter ihm zugefügte Belästigungen (z. B. Hin- und Herstoßen mit einer Nadel) Körperbestandteile von sich losstößt, was es sehr leicht tut; man sieht dann in der abgegebenen, schnell sich auflösenden auseinandertretenden Leibesmasse Stäbchen bei Stäbchen liegen. Glanzkörper scheinen in den meisten Fällen zu fehlen, in andern Fällen waren sie sicher zu konstatieren.

Von den seither bekannten Arten unterscheidet sich *Pelomyxa penardi* durch die gelegentliche im Text genannte (Fig. 10) eruptive Pseudopodienbildung, bei der die ausströmende Plasmamasse einen äußerst deutlich hervortretenden Randwinkel von etwa 70° mit der überflossenen Oberflächenschicht bildet. Auffällig sind ferner eigentümlich periodisch auftretende, von einzelnen wechselnden Punkten ausgehende zitternde Bewegungen auf der Oberfläche, die ganz den Eindruck machen, als ob auf der Oberfläche fortgesetzt in kleinen Pausen kleine Vacuolen zum Platzen oder zur Ausbreitung

<sup>1</sup> »Psyche« als ein Energiespiel unbekannter Art genommen, und nicht etwa darum notwendig metaphysisch, weil sie den Anorganismen fehlt.

kämen<sup>1</sup>. Kleine Vacuolen ließen sich tatsächlich in einigen Fällen in der Nähe der Oberflächenschicht erkennen; doch waren sie in der körnigen dichten bräunlichen Leibesmasse der Amöbe stets schlecht zu verfolgen. Der Zelleib enthält nur wenig Quarzkörnchen im Gegensatz zu einigen andern *Pelomyxa*, die Bewegungen sind für eine *Pelomyxa* sehr rasch, die Körpergröße gering, 120—150  $\mu$ .

Die eruptive Pseudopodienbildung erinnert an *Amoeba limicola*, von der sie sich aber durch die Vielkernigkeit unterscheidet. Zweifelhafte bleibt, ob sie nicht etwa Jugendzustände von *Pelomyxa palustris* darstellt, von denen schon PENARD mitteilt, daß sie lebhafter als die erwachsenen sind; doch sind seither ähnliche Besonderheiten wie die eruptiven Pseudopodien und die Zitterbewegungen bei *Pelomyxa* nicht beobachtet worden.

Fundort: Im Schlamm des Tümpels auf dem kleinen Hagen bei Göttingen.

### Literaturverzeichnis.

- J. BERNSTEIN (00), Chemotropische Bewegungen eines Quecksilbertropfens. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. LXXX. S. 628—637. 1900.
- Bemerkung zur Wirkung der Oberflächenspannung im Organismus. In: Anat. Heften. Bd. XXVII. Heft 83. S. 823—827. 1905.
- G. BERTHOLD (86), Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.
- F. BLOCHMANN (94), Kleine Mitteilungen über Protozoen. Biol. Centralbl. Bd. XIV. S. 82—91. 1894.
- O. BÜTSCHLI (78), Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. In: Diese Zeitschrift. XXX. Bd. 1878. S. 205—281. Taf. XI—XV.
- (80, 89), Protozoa in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig und Heidelberg 1880, 1889.
- (92), Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.
- H. FISCHER und W. OSTWALD (05), Zur physikalisch-chemischen Theorie der Befruchtung. In: Arch. ges. Physiol. Bd. CVI. 1905. S. 229—266.
- A. GRUBER (86), Die Frage nach dem Bestehen verschiedener Plasmaschichten im Weichkörper der Rhizopoden. In: Biol. Centralbl. Bd. VI. Nr. 1. 1886. S. 5—8.
- GURWITSCH (04), Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904.
- H. S. JENNINGS (04), Contributions to the study of the behavior of lower organisms. Washington 1904.

<sup>1</sup> Über die Natur dieser zitternden Bewegungen bin ich nicht ins klare gekommen; manchmal gingen sie von Orten aus, an denen gleich darauf die Bildung eines eruptiven Pseudopodiums statt hatte, sie spielten sich dann aber auch an andern Orten ab, ohne die Pseudopodienbildung irgendwie zu beeinflussen.

- H. S. JENNINGS (04a), Physical imitations of the activities of Amoeba. In: The American Naturalist. t. XXXVIII. Nr. 453. p. 625—642. 1904.
- P. JENSEN (01), Untersuchungen über Protoplasma-mechanik. In: Arch. ges. Physiol. Bd. LXXXVII. S. 361—417. 1901.
- (02), Die Protoplasma-bewegung. ASCHER und SPIROS Ergebn. der Physiol. 1. Jahrg. 1902. 42 S.
- (05), Zur Theorie der Protoplasma-bewegung und über die Auffassung des Protoplasmas als chemisches System. In: Anatom. Hefte (MERKEL und BONNET). Bd. XXVII. Heft 83. S. 831—858. 1905.
- O. ISRAEL (95), Über eine eigenartige Kontraktionserscheinung bei *Pelomyxa palustris* Greef. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV. 1895. S. 228—236. Taf. 16.
- A. LANG (01), Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. Aufl. 2. Lief. Protozoa. Jena 1901.
- W. NERNST (03), Theoretische Chemie. 4. Aufl. Stuttgart 1903.
- E. PENARD (90) Etudes sur les Rhizopodes d'eau douce. Mém. de la Soc. de Physique et d'Histoire naturelle de Genève. Vol. XXXI. p. 1—230. Pls. I—II. 1890.
- (02), Faune rhizopodique du bassin du Leman. 714 pp. Genève 1902.
- W. PFEFFER (04), Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. II. Band. 2. Hälfte. Leipzig 1904.
- S. PROWAZEK (01), Beiträge zur Protoplasma-Physiologie. Biol. Centralbl. Bd. XXI. S. 87—95 und 144—155. 1901.
- G. QUINCKE (88), Über periodische Ausbreitung von Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. In: Sb. Ak. Wiss. Berlin. Bd. XXXIV. S. 791—804. 1888.
- L. RHUMBLER (98), Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle I. Bewegung, Nahrungsaufnahme, Defäkation, Vacuolen-Pulsation und Gehäusebau bei lobosen Rhizopoden. In: Arch. Entw.-mech d. Organismen. Bd. VII. S. 103—350. 1898.
- (02), Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes. In: Zeitschr. allg. Physiol. Bd. I. S. 279—388 und Bd. II. S. 183—340. 1902.
- (04), Zellenmechanik und Zellenleben. (Vortrag.) Leipzig 1904.
- (05), Die anomogene Oberflächenspannung des lebenden Zellleibes. Zur Erwiderung an M. HEIDENHAIN. In: Anat. Heften. Bd. XXVII. Heft 83 S. 861—883. 1905.
- F. E. SCHULZE (75), Rhizopodenstudien. IV. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. S. 329 bis 353. Taf. 18—19. 1875.
- E. VAHLKAMPF (05), Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Amoeba limax* einschließlich der Züchtung auf künstlichen Nährböden. In: Arch. f. Protistenkunde. Bd. V. Heft 2. S. 167—220. 1905.
- M. VERWORN (89), Psycho-physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen. Jena 1889.
- (92), Die Bewegung der lebendigen Substanz. Jena 1892.
- (01, 03), Allgemeine Physiologie. Ein Grundriß der Lehre vom Leben. Jena. 3. Aufl. 1901. 4. Aufl. 1903.
- G. C. WALLICH (63), Further observations on an undescribed indigenous Amoeba. in: Ann. Mag. Nat. Hist. (3. ser.) v. XI. 1863. p. 365—371. t. IX.



# Das Genus *Oochoristica* Lühe.

Von

**F. Zschokke,**

Basel.

---

Mit Tafel I.

---

Ein aus der Umgebung von Neapel stammendes Exemplar von *Zamenis viridiflavus* Wagl. beherbergte im Magen etwa vierzig 60 bis 85 mm lange Cestoden. Die aus mehreren hundert Gliedern zusammengesetzte Strobila bildet ein vielfach gewundenes und zerknittertes Band, an dem sich die Proglottidengrenzen äußerlich nur durch sehr schwache Einkerbungen ausprägen. Etwas hinter dem Skolex mißt die Breite des Wurmes 1 mm, gegen die Mitte der Kette steigert sie sich auf 2—2,5 mm, um zuletzt wieder auf 1—1,2 mm herabzusinken. Dabei laufen die beiden Seitenränder desselben Gliedes ungefähr parallel; der Hinterrand überdeckt den Vorderrand der folgenden Proglottis nicht, nur selten springt er etwas vor. Häufiger übertrifft sogar, im Gegensatz zu den bei den meisten Cestoden herrschenden Verhältnissen, das Vorderende der letzten Segmente an Breite das Hinterende der unmittelbar vorangehenden Proglottis. Auf lange Strecken bleiben, vom Skolex ausgehend, die Glieder sehr kurz, stabförmig, viel breiter als lang. Noch in sexuell tätigen Abschnitten der Strobila übertrifft die Breite der Proglottiden ihre Länge um den sechs- bis achtfachen Betrag, und erst im letzten Drittel der Kette strecken sich die Ringe beträchtlicher, um endlich quadratisch, oder etwas länger als breit zu werden. Ausgiebige, unregelmäßig verlaufende Querrunzeln der Cuticula verstecken die ohnehin schwach angedeutete Segmentierung noch mehr und geben dem Cestoden so das Aussehen eines einheitlichen Bandes.

Auch der Skolex geht ohne sichtbare Grenze in die Strobila über; er setzt sich von der Kette weder durch eine Einschnürung,

noch durch eine nennenswerte, kolbenartige Auftreibung, noch endlich durch einen unsegmentierten Hals ab. Hinter seiner Breite, die 0,8—1 mm beträgt, bleibt die Länge nicht unbeträchtlich zurück; die dorsoventrale Abflachung des Wurmkörpers spricht sich auch im Skolex aus.

Von der Fläche betrachtet besitzt der Kopf die Gestalt eines kurzen Kegels, dessen nur mäßig zugespitzter Scheitel oder Gipfel sich nach hinten durch eine Ringfurche deutlich begrenzt. So zerfällt der Skolex in zwei Teile. Der vordere, immer scharf abgesetzte Abschnitt erinnert an ein Rostellum, doch fehlt ihm jede Hakenbewaffnung, und auch seine Muskulatur zeigt kaum eine besondere Differenzierung. Bald schiebt er sich kräftiger vor, bald nimmt sein Umfang stark ab.

Als Haftorgane dienen vier sackartig tief in den Skolex eingesenkte und durch eine Membran allseitig wohlbegrenzte Saugnäpfe. Sie öffnen sich nach vorn am rostellumartigen Scheitelteil des Kopfes. An ihrem hinteren Ende und an der nach der Peripherie des Skolex gewendeten Fläche befestigt sich die Mehrzahl der aus der Strobila herziehenden Längsmuskelbündel.

Auf Querschnitten durch die Strobila fällt die starke Entwicklung des Rindenparenchyms gegenüber dem Markparenchym auf. Das Mark nimmt nur  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{3}$  des dorsoventralen Durchmessers ein. Schon in jungen Gliedern setzt sich die periphere Schicht durch Weitmaschigkeit vom zentralen Parenchym ab; in reifen, mit Eiern gefüllten Proglottiden steigert sich der Unterschied; die Rinde stellt sich nun als ein sehr lockeres, weitmaschiges Gewebe dar, während zwischen den Eikapseln kompakte und zusammengepreßte Balken von Markparenchym dahinziehen.

Mit dem Alter der Strobila nimmt auch der Reichtum an ovalen oder rundlichen Kalkkörperchen etwas zu.

Während die Entwicklung und Verteilung der dorsoventralen und transversalen Parenchymmuskeln kaum Anlaß zu Bemerkungen bietet, zeigen die starken Längsmuskeln dagegen eine typische Differenzierung und Anordnung. Unmittelbar um die Markscheide legen sich zwei bis drei konzentrische Reihen longitudinaler Muskelbündel, von denen jedes nur wenige Fibrillen zählt. Die äußeren Reihen werden in ihrer Anordnung allmählich unregelmäßig und lösen sich gegen die Peripherie mehr und mehr in einzelne Fasern auf. So verlaufen in den peripheren Teilen der Rindenschicht nur zahlreiche isolierte und gesetzlos ausgestreute Längsfasern, während sich dagegen die

innerste Lage dorsal und ventral in der Querrichtung aus je 35—40 wohlgefügtten Bündelchen zusammensetzt.

Besonders in jüngeren Segmenten springen die Fasern der Längsmuskeln häufig von einem Bündel zu einem benachbarten über. So entsteht auf Flächenschnitten ein mannigfaltiges Netz-Gitterwerk. Im Gebiet der inneren, in Bündel und Reihen angeordneten Längsmuskulatur verlaufen die Quermuskeln. Sie ordnen sich nicht in bestimmt umschriebene Lagen, die eine Grenze zwischen äußerer und innerer Longitudinalmuskulatur und zwischen Mark und Rindenschicht bezeichnen würden. In diesem Punkt weicht der Cestode aus *Zamenis* von nahen Verwandten, wie *Oochoristica surinamensis* Cohn, ab.

Spezifische Merkmale bietet auch das Excretionssystem. Seine vier Sammelstämme verlagern sich weit nach innen. Sie liegen paarig rechts und links etwa um  $\frac{1}{5}$  der Gliedbreite vom Seitenrand entfernt und ziehen in äußerst zahlreichen starken und zusammengeschobenen Windungen und Schlingen und mit häufig wechselndem Lumen durch die Strobila. Dabei zeigt ihr Querschnitt unregelmäßige Begrenzungslinien. Im Skolex und in den jüngsten Abschnitten der Kette besitzen alle vier Gefäße denselben Umfang; später, in geschlechtsreifen Segmenten, übertreffen die ventralen Stämme ihre dorsalen Begleiter um das Doppelte; in den letzten Proglottiden endlich lassen sich in der Regel mit den gewöhnlichen Mitteln die Excretionsröhren nicht mehr nachweisen. Dort nimmt auch die Zahl und Stärke der Muskelbündel beträchtlich ab.

Am Hinterende jedes Gliedes verbinden sich die beiden ventralen Gefäßstämme durch eine besonders in den reifenden und geschlechtlich tätigen Segmenten leicht wahrnehmbare Querkommissur. Das verbindende Gefäß besitzt eine deutliche Begrenzung, aber nur ein enges Lumen; es entspringt rechts und links aus dem Hauptstamm in mehreren, sich allmählich vereinigenden Wurzeln und bildet in seinem unregelmäßigen Verlauf hin und wieder Netzwerke und Inseln.

Im Skolex dient der enge, peripherisch von den Saugnäpfen begrenzte Raum den vier Excretionsstämmen als Bahn. Die Gefäße erreichen den Scheitel und scheinen dort rechts und links je durch eine dorsoventrale Schlinge ineinander überzugehen. Soweit die geringe Größe des Skolex die verwickelten Verhältnisse erkennen läßt, dürften sich die vier Gänge im vordersten Abschnitte des Kopfes durch ein ringförmiges Anastomosenwerk verknüpfen.

Die Entfernung der sehr kräftigen, unregelmäßig begrenzten Hauptlängsnerven von den Seitenrändern der Strobila beträgt kaum  $\frac{1}{8}$  der ganzen Gliedbreite. So verschieben sich die Stämme recht weit nach außen. Im Skolex vereinigen sie sich hinter den Anastomosen der Längsgefäße durch ein queres Nervenband. Auch in den reifsten Gliedern zeichnen sich die Nerven durch bedeutenden Umfang aus. Vagina und Vas deferens treten zwischen den beiden Stämmen des Excretionssystems hindurch; der Längsnerv zieht in den meisten Fällen ventral, seltener dorsal an den Geschlechtsgängen vorbei.

Für die Verteilung der Genitalorgane gelten folgende Verhältnisse. An einem der Seitenränder öffnet sich, unregelmäßig rechts und links abwechselnd, nahe der vorderen Begrenzung des Gliedes eine ziemlich weite und tiefe Geschlechtscloake. In ihren Grund mündet der Cirrusbeutel und unmittelbar hinter ihm die Scheide; die äußeren Ränder des Atriums springen zur Zeit der Reife als freier Ringwulst vor.

Beinahe im Zentrum des Gliedes liegt die große, kugelige Schalendrüse, hinter ihr der sackförmige, plump gelappte Dotterstock, vor ihr, dem Vorderrand sich nähernd, das Ovarium, dessen beide fächerförmigen Seitenflügel eine breite und kurze Brücke verbindet.

Die Hoden endlich finden ihren Platz am hinteren Gliedrand hinter dem weiblichen Drüsenkomplex; in den Seitenfeldern der Proglottis greifen sie weiter nach vorn. Da die eibildenden Drüsen sich ein wenig gegen den Seitenrand mit den Genitalöffnungen verschieben, alterniert auch ihre Lage unregelmäßig in den sich folgenden Segmenten. Eine gewisse Asymmetrie kommt dadurch zustande, daß der Ovarialflügel, der dem Rand mit den Geschlechtspori entspricht, durch Vagina und Vas deferens etwas nach hinten gedrängt wird, und daß Keimstock und Dotterstock sich auf der den Genitalöffnungen abgewendeten Seite etwas kräftiger entwickeln als in der andern Gliedhälfte.

An die Geschlechtscloake schließt sich ein ziemlich langgezogener Cirrusbeutel, der mit seinem inneren Ende gerade noch die Wassergefäßstämme berührt. Sein äußerer Abschnitt erweitert sich etwas, während sich der innere walzenförmig auszieht. Am Übergang der beiden Teile erhält die sonst wenig dicke Beutelhaut einen stärkeren Muskelbelag. Auch der in die Cirrus-tasche eingeschlossene Abschnitt des Vas deferens zerfällt in zwei differente Portionen. Er erweitert sich innen zu einer wurst- oder

schlauchförmigen, in nur kurze Schlingen gelegten *Vesicula seminalis* und bildet nach außen, im weiteren Teil der Tasche, ein enges, vielfach gewundenes Rohr, dessen wieder mehr gestreckter Endabschnitt sich als unbewaffneter *Cirrus* in die Genitalecloake vorstülpen kann.

Vom inneren Ende des Beutels aus läuft das *Vas deferens* als Kanal von gleichmäßigem Umfang transversal gegen die Längsmittellinie der *Proglottis*. Der in jüngeren Gliedern gestreckte Samenleiter legt sich in reiferen Segmenten in zahlreiche, scharf abgelenkte, nach hinten von der *Vagina* begrenzte Schlingen. Trümmer des *Cirrus*beutels, des *Vas deferens* und der Scheide lassen sich noch in den eiträgenden Endabschnitten des Wurmes deutlich erkennen.

Das Hodenfeld erstreckt sich am Hinterrand jeder *Proglottis* in zwei bis drei transversalen Testikelreihen von den Wassergefäßstämmen der einen Seite zu denjenigen der andern. Jede Reihe zählt 16 bis 20 ovale, dichtgedrängte Hodenbläschen. Rechts und links von der Dotterdrüse und von den hinteren Abschnitten des Keimstocks liegen bis zu den Sammelkanälen des Excretionssystems noch vier bis fünf aus je sechs bis sieben Bläschen bestehende Querreihen von Hoden. Nach vorn erreicht das Testikelfeld *Vagina* und Samenleiter nicht. Dorsoventral stellen sich die Hodenbläschen in einer einzigen Schicht auf; sie liegen in den dorsalen Teilen der Markschicht und sind alle stark in die Breite gezogen. Hinten an den *Cirrus*beutel schmiegt sich die dickwandige *Vagina*, die weiter als gestrecktes Rohr, von einem ununterbrochenen Belag kubischer Zellen begleitet, quer durch die *Proglottis* gegen den Komplex der weiblichen Drüsen hinzieht. Dabei verläuft sie hinter den Schlingen des Samenleiters und zugleich etwas ventral von denselben.

Im Gebiet des Ovariums angekommen, biegt sich die Scheide in weitem Bogen nach hinten und gleichzeitig nach der Ventralfläche zu um, und erweitert sich dabei zu einem dünnwandigen, schlauchförmigen *Receptaculum seminis*. Die Äste des Keimstocks umgeht die *Vagina* dorsalwärts.

Mit seinem Grund berührt das *Receptaculum* die ventral gelegene Verbindungsbrücke der beiden Ovarialflügel. An jener Stelle nimmt es den aus der Brücke entspringenden, kurzen und dickwandigen Keimgang auf. So entsteht ein Befruchtungsgang, der sich in seiner Struktur und seinem Lumen vom *Receptaculum* kaum unterscheidet. Er knickt sich scharf nach der Rückenfläche um und tritt an Umfang verlierend in die dorsal gelegene Schalendrüse ein, die er in

dorsoventraler Richtung und von hinten nach vorn durchbohrt. Unmittelbar vor seinem Eintritt in die Schalendrüse nimmt der Befruchtungskanal noch den Ausführgang des Dotterstocks auf. Aus der Rückenfläche der Schalendrüse entspringt ein enger und dickwandiger Uteringang oder Oviduct, der sich nach vorn und ventralwärts wendet. Dabei beschreibt er zahlreiche, dichtgedrängte Schlingen seitlich von der Schalendrüse und unmittelbar vor dem übrigen Komplex der weiblichen Drüsen. Auf seinem vielfach gewundenen Weg gewinnt der Oviduct an Lumen, verliert dagegen an Dicke der Wandung. Ventral vom Dotterstock, an der Grenze von Mark- und Rindenschicht endlich geht der Uteringang in einen dünnwandigen, transversal gestellten Uterusschlauch über, der sich seitlich rechts und links weiter als die Ovarialflügel ausdehnt. Bald schiebt der Uterus in dorsaler Richtung plumpe, sackförmige Ausläufer zwischen die Hoden und zwischen die Schläuche des Keimstocks. Die Zahl der Uterinsäcke nimmt stetig zu und ihre Füllung mit reifenden Eiern wird allmählich praller; gleichzeitig bilden sich die Genitaldrüsen bis zum vollständigen Schwunde zurück. Zuletzt erfüllt der Uterus das ganze Markparenchym und verliert sehr rasch seine Begrenzung. Die reifen Onchosphären liegen je einzeln in dichtgedrängten, rundlichen, kapselartigen Follikeln des Parenchyms. So erhält die ganze Mittelschicht ein wabenartiges Aussehen.

Jeder der hexacanthen Embryonen besitzt drei Hüllen. Von ihnen zeichnet sich die äußerste durch starke Färbbarkeit aus; sie ist weit, membranös, in unregelmäßige Falten gelegt. Die mittlere durchsichtige, formbeständige Chitinschale gibt dem Ei seine kugelige bis kurzovale Gestalt. Endlich schmiegt sich dem Embryo noch eine zarte, innere Hülle unmittelbar an.

Über die weiblichen Drüsen bleibt noch zu bemerken, daß der Dotterstock am meisten ventral und nach hinten geschoben liegt. Er stellt einen plump gelappten Sack dar mit im allgemeinen vorderer konkaver und hinterer konvexer Fläche. Sein mittlerer Teil, aus dem der Dottergang entspringt, verschiebt sich indessen nach der Dorsalfläche des Gliedes. Der Keimstock nimmt  $\frac{1}{5}$  bis  $\frac{1}{6}$  der ganzen Gliedbreite ein. Seine plumpen, kurz fächerförmigen Flügel stellen sich zum größten Teil dorsal vom Dotterstock auf, während sich die Verbindungsbrücke weit ventral verlagert.

Die umfangreiche, dorsal gelegene Schalendrüse besteht aus nicht sehr zahlreichen, großen, kurz birnförmigen Zellen.

Um die Übersicht zu erleichtern, sind in Fig. 4 die einzelnen

Drüsen auseinander gezogen, und die zahlreichen Windungen des Oviducts gelöst und etwas schematisiert worden. Von vorn nach hinten ergibt sich folgende Reihenfolge der einzelnen Gänge: 1) Oviduct (dem Vorderrand am nächsten liegend), 2) Verbindungsbrücke der Ovarialflügel, 3) Receptaculum und Befruchtungsgang, 4) Dotterstock und Dottergang (dem Hinterrand am meisten angenähert).

---

Aus der vorangehenden Beschreibung ergibt sich, daß der Cestode aus *Zamenis viridiflarus* als durchaus typische Art dem von LÜHE im Jahr 1898 aufgestellten Genus *Oochoristica* zuzuzählen ist. Die Gattung gehört zur Unterfamilie *Dipylidiinae* Railliet und umschreibt sich durch folgende Diagnose: Unbewaffnete Tänien, ohne rudimentäres Rostellum und ohne axialen Muskelzapfen, mit randständigen, unregelmäßig abwechselnden Genitalöffnungen. Der Uterus bildet sich sehr rasch um, so daß die Eier in den reifen Proglottiden einzeln in das Parenchym eingebettet sind. Die Hoden liegen wenigstens teilweise hinter den weiblichen Genitaldrüsen. Typische Art: *Oochoristica tuberculata* (Rud.) = *Taenia tuberculata* Rud.

In den Rahmen der Diagnose paßt der Bandwurm aus *Zamenis* vollständig. Einzig der rostellumartige Scheitel des Skolex weicht vielleicht von den generellen Merkmalen der Gattung *Oochoristica* ab. Die Form mag daher auch den Namen *Oochoristica rostellata* n. sp. tragen. Doch sei ausdrücklich darauf hingewiesen, daß eine Homologie der Skolexspitze des Parasiten aus *Zamenis* mit dem Rostellum anderer Tänien sich einstweilen nicht feststellen ließ. Der ziemlich scharf abgesetzte vordere Skolexabschnitt von *Oochoristica rostellata* entbehrt der Bewaffnung; auch seine Muskulatur erfährt keine besondere Differenzierung. Vielleicht handelt es sich mehr um ein »Pseudorostellum« als um ein eigentliches Rostellum. Ein ähnliches Gebilde besitzt übrigens auch die verwandte Art *Oochoristica incisa* Marotel aus *Meles tarus*.

---

Zur Zeit ihrer Gründung umschloß die Gattung *Oochoristica* nur Cestodenarten aus Eidechsen. LÜHE stellte als typische Art *Oochoristica tuberculata* (Rud.) = *Taenia tuberculata* Rud. aus *Chrysolamprus ocellatus* und aus einer spanischen *Lacerta* auf. Er erkannte aber während eines Aufenthalts in Biskra, daß das Genus auch in *Stenodactylus guttatus*, *Acanthodactylus pardalis* und *Agama incr-*

*mis* parasitiert. Zu den Wirten von *Oochoristica* zählt ferner *Stellio vulgaris*.

Auch in amerikanischen Eidechsen stellen sich verschiedene *Oochoristica*-Arten ein. LÜHE nennt besonders *Oochoristica amphisbaenae* (Rud.) aus der brasilianischen *Amphisbaena alba*.

Endlich scheint es mir unzweifelhaft, daß die von FEDTSCHENKO in Turkestan gesammelten und von KRABBE als *Taenia truncata* und *Taenia pseudopodis* beschriebenen Bandwürmer dem Genus *Oochoristica* angehören. Die erstgenannte Form bewohnt *Agama sanguinolenta*, die zweite *Pseudopus pallasii*. Besonders deutlich dokumentiert sich *Taenia truncata* als *Oochoristica*-Art. Beschreibung und Zeichnungen besagen, daß sie einen unbewaffneten Skolex ohne Rostellum besitzt. Als Haftorgane dienen vier runde Saugnäpfe. Die Genitalpori alternieren unregelmäßig vor der Mitte des Seitenrandes der Proglottiden. Eine gestreckte Vagina führt vom seichten Genitalatrium zu dem zentral gelegenen Komplex der weiblichen Drüsen. Am Hinterrand stellen sich die Hoden auf. Endlich liegen in den letzten Gliedern, die länger als breit sind, zahlreiche runde Eier einzeln im Parenchym ausgestreut.

Von *Taenia pseudopodis* fehlt leider der Skolex; die Abbildung der quadratischen, reifen Glieder läßt indessen eine ganze Reihe von Merkmalen erkennen, die für eine Zugehörigkeit des Cestoden zur Gattung *Oochoristica* sprechen.

Auch hier liegen die Genitalöffnungen unregelmäßig alternierend am Seitenrand vor die Mitte geschoben. Hinter dem zweiteiligen, die vordere Proglottidenhälfte einnehmenden Keimstock findet der große, plump sackförmige Dotterstock seinen Platz. Er wird hinten und zum Teil auch seitlich von einer mäßig großen Anzahl von runden Hodenbläschen begleitet. Eine Genitalcloake scheint zu bestehen; auch die Vagina beschreibt den für *Oochoristica* gewöhnlichen gestreckten Weg nach innen. Wie bei *Oochoristica tuberculata* und *Oochoristica rostellata* verschiebt sich beim Cestoden aus *Pseudopus* der kleinere, dem Genitalrand zugewendete Ovarialflügel etwas gegen den hinteren Proglottidenrand.

Nach allem darf *Taenia pseudopodis* Krabbe mit vieler Sicherheit als *Oochoristica*-Art angesprochen werden.

Zahlreiche Species der von LÜHE aufgestellten Gattung schmarotzen somit in Eidechsen verschiedenster systematischer Stellung aus Südeuropa, Afrika, Zentralasien und Südamerika.

In *Zamenis viridiflavus* erhält *Oochoristica* als neuen Wirt eine



wesentlich dem Mittelmeergebiet angehörende Natter. Dadurch führt sich gleichzeitig in die zum größten Teil aus Proteocephalen (Ichthyotänien) zusammengesetzte Darmcestoden-Fauna der Schlangen ein neues, echt reptilisches Element ein. Für eine Anzahl von Bandwürmern der Ophidier und Saurier fehlen einstweilen noch nähere, die Anatomie berücksichtigende Beschreibungen. Vielleicht zählt die eine oder andre dieser ungenügend bekannten Arten zu *Oochoristica*.

Besonderes Interesse verdient nun aber die in jüngster Zeit bekannt gewordene ziemlich weite Verbreitung von *Oochoristica*-Formen in verschiedenen Säugetieren. Unter dem Namen *O. incisa* beschrieben MAROTEL und RAILLIET eine durchaus typische *Oochoristica*-Art, die häufig und in großer Zahl in Dachsen (*Meles taxus*) aus Frankreich schmarotzt. COHN fand im Darm von *Dasypus gigas* aus Surinam *Oochoristica surinamensis*; LÜHE betrachtet, nach schriftlicher Mitteilung an v. JANICKI, *Taenia megastoma* Dies. der brasilianischen Affen *Callithrix personata* und *Cebus caraya* als Angehörige der Gattung *Oochoristica*. Seine früher gegebene Beschreibung und Abbildung des betreffenden Cestoden bestätigt diese Auffassung. Auch *Taenia tetragonocephala* Brems aus *Myrmecophaga bivittata* ist, nach LÜHE, eine *Oochoristica*.

v. JANICKI endlich zeigte die weite Verbreitung von *Oochoristica*-Arten in alten, autochthonen Säugetieren Südamerikas. Er meldet und beschreibt in einer vorläufigen Mitteilung kurz folgende Formen: *O. didelphydis* n. sp. und *O. bivittata* n. sp. aus *Didelphys murina*, *O. surinamensis* Cohn aus *Dasypus novemcinctus*, *O. wagneri* aus *Myrmecophaga tetradactyla*, *O. tetragonocephala* aus *Myrmecophaga jubata* und *O. spec.* aus *Dasypus*. Die letztgenannte Art steht *O. surinamensis* Cohn nahe, ohne mit ihr identisch zu sein. PARONA faßte sie unrichtig als *O. tetragonocephala* auf. So ergibt sich das eigentümliche Bild, daß ein engumschriebenes Cestoden-Genus geographisch weiteste Ausdehnung im Darm der systematisch verschiedensten Wirte gewinnt.

Es bewohnt in zahlreichen Arten Eidechsen der alten und neuen Welt, findet seine Vertreter in Schlangen und schmarotzt in Europa im omnivoren Dachs, in Südamerika in Affen, Beutelnattern und Edentaten. Alle diese so verschiedenen Wirte aber stehen sich in der Natur ihrer Nahrung nahe; sie sind entweder ausschließlich, oder doch gelegentlich und zufällig insectivor. So liegt die Vermutung nahe, daß *Oochoristica* als Zwischenträger Arthropoden benutze und

damit allmählich in eine große Zahl recht verschiedenartiger Tiere eingedrungen sei.

Die sehr weite geographische Verbreitung und das Vorkommen in heterogensten Hauptwirten weisen der Gattung, wie ich schon früher ausführte, ein hohes Alter an. Vielleicht läßt die besonders reiche Vertretung von *Oochoristica* in Eidechsen den Schluß zu, daß die Saurier als die ursprünglichsten Wirte zu betrachten seien, von denen aus im Lauf der Zeit das Genus sein Verbreitungsgebiet auf andre Tiere, Reptilien und Säuger von insectivoren Neigungen, ausdehnte. Der Ausbreitung des Wirtskreises und des geographischen Vorkommens leistete die Ubiquität und das massenhafte Auftreten passender Zwischenwirte, Arthropoden, Vorschub.

Für ein hohes, geologisches Alter der Gattung *Oochoristica* dürfte auch der Umstand sprechen, daß ihre Vertreter sich in Südamerika auf alteingeborene Säugetiere, wie *Cebus*, *Callithrix*, *Dasypus*, *Myrmecophaga*, *Didelphys*, beschränken. In diesen Wirten kommen die betreffenden Cestoden recht regelmäßig vor. Sie fehlen dagegen in Tieren, die während der Pliocänzeit aus Nordamerika nach Südamerika einwanderten. *Oochoristica* wäre also schon zur Tertiärzeit in südamerikanischen Mammalia zu Hause gewesen. Darin liegt eine Stütze für v. IHERINGS Ansicht, daß sich in Südamerika seit der Tertiärepoche keine neuen Typen von Helminthen ausbildeten, daß dagegen die lange tertiäre Isolierung der südamerikanischen Säuger zu spezifischer Ausgestaltung ihrer Entoparasiten führte.

Wie beträchtlich nun aber auch die geologischen Räume sein mögen, während welcher *Oochoristica* Zeit fand, sich über verschiedenartige Wirte und geographische Gebiete auszubreiten, das Genus blieb trotz weiter Dehnung von Zeit und Raum morphologisch und anatomisch eng begrenzt. Die zahlreichen Arten aus vier verschiedenen Erdteilen, aus Eidechsen und Beuteltieren, aus Schlangen, Zahnarmen und Raubtieren weichen nur in relativ geringfügigen strukturellen Einzelheiten voneinander ab. Sie stellen sich als nächste Verwandte dar, deren Genusdiagnose in zahlreiche spezielle Punkte ausgesponnen werden könnte.

Der kleine unbewaffnete Skolex trägt immer vier starke, oft nach vorn geöffnete Saugnäpfe. Kurzgliedrigkeit und wenig deutliche Absetzung der Proglottiden gegeneinander charakterisieren im allgemeinen die Strobila, in die der Skolex oft ohne bestimmte Grenze übergeht. Auch die letzten, mit Eiern gefüllten Segmente bleiben oft kürzer als breit.

Für die beiden in dieser Beziehung untersuchten Formen, *O. surinamensis* und *O. rostellata*, besitzt die Muskulatur, besonders in ihren longitudinalen Bündeln, eine überraschend ähnliche Differenzierung.

Immer liegen die Genitalöffnungen unregelmäßig alternierend an den Seitenrändern der Proglottiden, der vorderen Gliedgrenze angeöhert, im Grunde eines mehr oder weniger tiefen Atriums. Dabei stellt sich der weibliche Porus oft hinter dem männlichen auf.

Von den Hoden findet ein größerer Teil regelmäßig seinen Platz zwischen dem Komplex der weiblichen Drüsen und dem Hinter- und des Gliedes.

Ein stark gewundenes Vas deferens und eine fast immer gestreckt verlaufende, dickwandige Vagina ziehen von der Geschlechts- cloake aus transversal gegen die Gliedmitte. An den genügend untersuchten Arten ließ sich ein spindelförmiges Receptaculum seminis nachweisen (*O. incisa*, *surinamensis*, *megastoma*, *rostellata*).

Die weiblichen Drüsen entwickeln sich im vorderen und mittleren Drittel der Proglottis, vorn zwei kurz-fächerförmige, durch eine Brücke verbundene Ovarialflügel, weiter hinten, oft zentral im Segment, ein sackförmiger, plump gelappter Dotterstock, fast in der Mitte zwischen beiden eine umfangreiche Schalendrüse.

Mit den Angaben von LÜHE und COHN deckt sich fast vollständig meine oben ausgeführte Schilderung über die Lage der Drüsen und über den Bau und Zusammenhang der verschiedenen Kanäle des weiblichen Apparates. Auch die Einzelheit scheint ziemlich konstant zu sein, daß der dem Rand mit den Genitalöffnungen zugewendete Keimstockflügel kleiner bleibt, als der andre, und daß er durch die ihm vorgelagerten Genitalgänge etwas nach hinten verschoben wird.

Die rasche Entwicklung und der ebenso prompte Zerfall des ursprünglich ventral angelegten Uterus charakterisiert, soweit genauere Untersuchungen ein Urteil erlauben, das ganze Genus *Oochoristica*. Die rundlichen mehrschaligen Onchosphären erfüllen, einzeln in Parenchymfollikel eingeschlossen, die ganze Markschiebt.

Spezifische Merkmale, die eine Abgrenzung der einzelnen Arten erlauben, liegen etwa in Gestalt und Bau des Skolex. Erwähnung verdient in dieser Beziehung die Beobachtung, daß der Skolexscheitel von *O. incisa* des Dachses sich ähnlich rostellumartig vorwölbt, wie derjenige von *O. rostellata*. MAROTEL sagt darüber, der kolbenförmige Skolex sei »étranglée en forme de collerette à son extrémité antérieure«.

und RAILLIET fügt bei: »l'extrémité antérieure fait parfois légèrement saillie, sous l'aspect d'une sorte de rostre faible, surbaissé, et d'autres fois se rétracte en laissant voir une dépression centrale«. Somit scheint ein dem Rostellum ähnliches Organ bei einzelnen Arten von *Oochoristica* aufzutreten.

Nur geringe, systematische Bedeutung kommt der Länge des Halses, der Zahl, Dimension und Form der Proglottiden zu. Dem langen und dünnen Hals von *O. megastoma* läßt sich der entsprechende, sehr kurze Körperabschnitt von *O. bivittata*, *O. tuberculata* und *O. surinamensis* entgegenstellen. *O. rostellata* besitzt überhaupt kein halsartiges Verbindungsstück zwischen Skolex und Strobila, während sich dasselbe bei *O. incisa* deutlich absetzt.

Die letzten Proglottiden von *O. tetragonocephala*, *incisa*, *rostellata*, *bivittata*, *wagneri* und *O. spec.* aus *Dasypus* werden länger als breit; gerade das umgekehrte Verhältnis gilt für *O. surinamensis*, *didelphydis*, *megastoma*, *tuberculata*, *truncata*.

Anatomisch bietet, wie so oft bei den Cestoden, die Topographie der Hauptstämme des Gefäßsystems Hilfsmittel zur spezifischen Unterscheidung. In dieser Beziehung weichen die *Oochoristica*-Arten am ausgiebigsten voneinander ab.

Als Typus mag das oben geschilderte Verhalten der Wassergefäße von *O. rostellata* gelten, wo rechts und links in der Strobila ein Paar von Längsgefäßen verläuft und am Hinterrand der Proglottiden die weiteren, ventralen Stämme sich durch Anastomosen bildende Quercommissuren verbinden.

Daran schließt sich das Excretionssystem von *O. wagneri* aus dem Ameisenfresser an. Es besteht aus vier Paaren von Längsgefäßen, zwei medianen und zwei lateralen. Von den medianen Kanälen liegt je einer ventral, der andre dorsal.

Wieder anders modifizieren sich die Verhältnisse bei *O. surinamensis*. COHN und v. JANICKI fanden dort in jeder Proglottidenhälfte mehrere, 3—4 Längsgefäße, die nicht zu dorsoventral orientierten Paaren zusammentreten. Die Kanäle stehen in der Transversalachse nebeneinander. Dabei rückt der äußerste peripherisch bis gegen den Hauptlängsnerven, während der innerste unweit von der Längsmittellinie der Strobila verläuft. Außer durch unregelmäßige Seitenverbindungen verknüpfen sich die Stämme an den hinteren Proglottidenenden durch regelmäßig wiederkehrende Quercommissuren.

Endlich besitzt *O. tetragonocephala* ein sehr reich entwickeltes, aus 12—18 in gerader Richtung verlaufenden Längsgefäßen bestehendes

Excretionssystem, dessen Stämme sich am Hinterrand der Segmente durch Querbrücken regelmäßig verbinden. Die Gefäße zerfallen in dorsale und ventrale.

Liefert somit das Wassergefäßsystem an und für sich schon genügende Unterscheidungsmerkmale für die *Oochoristica*-Arten, so finden sich weitere spezifische Eigentümlichkeiten in den Lagebeziehungen der Excretionsstämme gegenüber den Geschlechtsgängen, Scheide und Samenleiter. Diese Verhältnisse gestatten bei den Bandwürmern oft eine Umschreibung der Species und sogar (bei den Anoplocephalen z. B.) der Genera.

Für *Oochoristica* ergibt sich in der Beziehung folgendes: bei *O. didelphydis*, *surinamensis* und *O. spec.* aus *Dasypus* ziehen die Geschlechtsgänge dorsal an allen Gefäßen vorbei; während sie bei *O. rostellata* und *tetragonocephala* ihren Weg zwischen den ventralen und dorsalen Excretionskanälen finden. Ähnlich legen sich bei *O. wagneri* Vagina und Vas deferens zwischen den medianen Dorsal- und Ventralstamm, nehmen dagegen gegenüber den Lateralgefäßen eine von Segment zu Segment wechselnde Lage ein.

Zur Umschreibung der Species kann weiter auch die Zahl und Lage der Hodenbläschen dienen. Von 15—20 Testikeln bei *O. didelphydis*, *O. pseudopodis* und *O. tuberculata* steigt die Hodenzahl auf 50 bei *O. incisa*, auf 70—80 bei *O. wagneri* und auf etwa 100 bei *O. rostellata* und wohl auch bei *O. surinamensis*. Mit der Zahl der männlichen Drüsen dehnt sich der Umfang des Hodenfeldes.

Es lassen sich in dieser Beziehung zwei Gruppen von *Oochoristica*-Arten unterscheiden. In der einen liegen die meist weniger zahlreichen Hoden nur hinter dem weiblichen Drüsenkomplex, in der zweiten begleiten sie denselben auch seitlich mehr oder weniger weit nach vorn. Auch die Länge der Glieder bestimmt die Hodenverteilung, indem bei kurzgliedrigen Arten das Testikelfeld sich gewöhnlich weiter gegen den Vorderrand erstreckt, als bei Formen mit längeren Proglottiden.

Zur ersten Gruppe, mit am Hinterrand lokalisierten Hoden, gehören *O. didelphydis*, *bivittata*, *wagneri*, *tuberculata* und *truncata*. Die zweite Gruppe vereinigt mit *O. rostellata* den Dachsparasiten *O. incisa*, *O. tetragonocephala* aus *Myrmecophaga*, *O. surinamensis* aus *Dasypus*, *O. megastoma* aus *Callithrix* und manche *Oochoristica*-Arten der amerikanischen Eidechsen. Bei *O. amphisbaenae* liegen die Hoden, nach LÜHE, zum Teil sogar vor den weiblichen Keimdrüsen.

Endlich mag auch die Gestalt des Cirrusbeutels zur Erkennung der Arten beitragen. Die Extreme der Entwicklung finden sich in der Beziehung bei *O. amphisbaenae* mit auffallend langgestreckter Cirrustasche und *O. surinamensis* mit kurzer Penistasche. In der Mitte steht etwa *O. rostellata* und *O. incisa*.

Selbstverständlich wird auch in weiteren Punkten die eine oder andre Species gut umschreibende Artmerkmale aufweisen. So fand LÜHE, daß die Uterinkapseln von *O. megastoma* jeweilen mehrere Embryonen umschließen.

Bei *O. tetragonocephala* und *O. didelphydis* verläuft die Vagina, im Gegensatz zu den nächsten Verwandten, vor dem Cirrusbeutel; *O. bivittata* trägt die Eier in den Seitenfeldern.

Trotz der engen Verwandtschaft aller *Oochoristica*-Arten läßt sich eine Trennung derselben unschwer durchführen, sofern nur die Summe der genannten spezifischen Merkmale Berücksichtigung findet. *O. rostellata* aus *Zamenis* speziell lehnt sich in den einzelnen Punkten an die verschiedensten andern Arten an. Sie erinnert durch ihren Skolex an die *Oochoristica* aus dem Dachs, wiederholt, um nur wenig zu nennen, in der gegenseitigen Lage der Excretionsstämme und Geschlechtsgänge die Verwandte aus dem Ameisenfresser, in der Hodenverteilung, außer den eben angeführten Formen, noch die *Oochoristica*-Arten aus *Callithrix*, *Dasypus* und südamerikanischen Eidechsen, und nimmt in der Anatomie des Excretionssystems eine Sonderstellung ein.

So spricht der Bau des Schlangenparasiten wieder für die scharf umgrenzte Einheitlichkeit des alten, heute über so viele Wirte und weite geographische Bezirke verbreiteten Cestodengenus *Oochoristica*.

---

### Literaturverzeichnis.

- L. COHN, Helmintologische Mitteilungen. Archiv f. Naturgeschichte. 1903.  
 C. v. JANICKI, Zur Kenntnis einiger Säugetiercestoden. Zoolog. Anzeiger. Bd. XXVII. 1904.  
 H. v. IHERING, Die Helminthen als Hilfsmittel der zoogeographischen Forschung. Zoolog. Anzeiger. Bd. XXVI. 1902.  
 G. KRABBE, Vermes, Heft I. Cestodes. Aus: A. P. FEDTSCHENKO, Reise in Turkestan. T. III. Zoologische Forschungen. Nachr. K. Ges. Freunde d. Naturforschung. T. 34. Moskau 1879.  
 M. LÜHE, Mitteilungen über einige wenig bekannte bzw. neue südamerikanische Tänien des k. k. naturhistorischen Hofmuseums in Wien. Archiv f. Naturgeschichte. 1895.

- M. LÜHE, *Oochoristica* nov. gen. *Taeniadarum*. Zoolog. Anzeiger. Bd. XXI. 1898.  
 G. MAROTEL, Sur un Téniaidé du blaireau. Compt. Rend. Soc. Biologie, janvier 1899.  
 C. PARONA, Di alcuni Cestodi brasiliani raccolti dal Dott. ADOLFO LUTZ. Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. R. Università Genova. No. 102. 1901.  
 A. RAILLIET, Sur les Cestodes du blaireau. Compt. Rend. Soc. Biologie, janvier 1899.  
 A. RIZZO, La fauna elmintologica dei Rettili nella provincia di Catania. Archives de Parasitologie. T. 6.  
 F. ZSCHOKKE, Die Darmcestoden der amerikanischen Beuteltiere. Centralbl. Bakteriol. Parasitenkde. Abtlg. I. Originale. Bd. XXXVI. 1904.

### Erklärung der Tafel I.

Alle Figuren beziehen sich auf *Oochoristica rostellata* n. sp.

B, Befruchtungsgang;	O, Oviduct;
C, Cirrusbeutel;	Q, Quercommissur des Excretions-
D, Dotterstock;	systems;
G, Genitalcloake;	R, Receptaculum seminis;
H, Hoden;	S, Schalendrüse;
K, Keimstock;	U, Uterus;
L, Längsstämme des Excretionssystems;	V, Vagina;
N, Längsnerven;	Vd, Vas deferens.

Fig. 1. Scolex und erster Teil der Strobila.

Fig. 2. Querschnitt durch eine reife Proglottis. Die Vereinigung der weiblichen Gänge ist weggelassen, ebenso die ventral liegende, von vornher den Dotterstock zum Teil überdeckende Brücke der Keimstockflügel.

Fig. 3. Zwei Proglottiden in Flächenansicht, die erste mit den Genitalapparaten, die zweite mit den Hauptstämmen des Excretionssystems.

Fig. 4. Die gegenseitigen Beziehungen der weiblichen Drüsen und Kanäle. Kombiniertes und etwas schematisch gehaltener Querschnitt.

# Marine Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas.

Ergebnisse einiger, mit Unterstützung der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien (aus dem Legate WEDL) in den Jahren 1902 und 1903 unternommenen Studienreisen.

Von

L. v. Graff (Graz).

## II. Rhabdocoela.

---

Mit Tafel II—VI.

---

Aus der großen Anzahl von Rhabdocölen, welche ich auf meinen Reisen beobachtet habe, will ich neben den neuen Beiträgen zur Kenntnis schon bekannter Arten nur jene neuen Species beschreiben, über welche mir genügende Beobachtungen zur Verfügung stehen, um dieselben von den schon bekannten Arten mit Sicherheit unterscheiden zu können. Denn die weit verbreitete Unsitte, Formen zu verzeichnen, von denen dem Beobachter selbst so wenig bekannt ist, daß er es nicht einmal wagt, ihnen einen Namen zu geben, sondern sich mit dem ominösen »sp.« begnügt, schafft nur nutzlosen Ballast.

Meine eignen Beobachtungen, in Verbindung mit der großen Menge neuer Tatsachen, welche sich seit 1882 in der Literatur für die *Rhabdocoela* angehäuft hat, zwingen zu einer Neugestaltung des Systems und es sei mir gestattet, zuvörderst die Gesichtspunkte auseinanderzusetzen, welche mich bei diesem Versuche geleitet haben.

Mit A. LANG<sup>1</sup> die Plathelminthen als ein besonderes Phylum betrachtend, teile ich diese Klasse in die zwei Unterklassen *Acoela* und *Coelata* und gebe hiermit, nachdem ich die Acölen schon früher<sup>2</sup> charakterisiert habe, für die Cölaten folgende Diagnose.

---

<sup>1</sup> A. LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Erste Abteilung. Jena 1888. S. 132.

<sup>2</sup> L. v. GRAFF, Marine Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas. I. Diese Zeitschrift. LXXVIII. Bd. 1904. S. 210.



Subclassis **Coelata**.

Turbellarien mit von einem Epithel ausgekleidetem Darmkanal. Ein Pharynx ist stets vorhanden und mannigfaltig gestaltet (sog. Pharynx simplex oder compositus). Jede Gehirnhälfte entsendet einen, unterhalb des Darmes verlaufenden Längsnervenzweig nach hinten, der alle andern, etwa noch vorhandenen Längsnerven an Stärke weit übertrifft. Mit oder ohne Statocysten. Meist Hermaphroditen, selten Gonochoristen. Geschlechtsöffnungen in Zahl und Stellung wechselnd.

Während ULJANIN<sup>1</sup> die Nemertinen noch zu den cölaten Turbellarien stellte, rechnen wir hierher nur die *Aprocta* und die *Proctucha arhynchia* (*Microstomum*) dieses Autors.

Die Cölaten zerfallen in die drei durch die Gestalt ihres Darmkanals unterschiedenen Ordnungen: I. *Rhabdocoelida*, II. *Tricladida*, III. *Polycladida*; die *Rhabdocoelida* in die beiden Unterordnungen A. *Rhabdocoela*, B. *Allocoela*.

Die *Rhabdocoela*, welche allein uns hier beschäftigen werden, müssen nach dem heutigen Stande unsrer Kenntnisse eine reichere systematische Gliederung erfahren und während ich dieselben im I. Bande meiner Monographie in 7 Familien und 27 Gattungen einteilte, werde ich in folgendem 14 Familien mit 46 Gattungen aufstellen, welche sich nach der Beschaffenheit ihrer Geschlechtsdrüsen in drei Sektionen gruppieren lassen, für welche ich die neuen Namen *Hysterophora*, *Lecithophora* und *Reducta* vorschlage. Die *Hysterophora* und *Lecithophora* stehen durch die Trennung ihrer weiblichen Geschlechtsdrüsen von den männlichen der Sectio *Reducta* gegenüber, indem bei letzterer ein Paar von Zwitterdrüsen vorliegt, wie ich in der Charakteristik der einzigen hierhergehörigen Familie (*Fecampiidae*) schon früher<sup>2</sup> hervorgehoben habe. Für die Unterscheidung der andern beiden Sektionen ist maßgebend der Mangel oder das Vorhandensein eines Dotterstockes. Die *Hysterophora* besitzen wie die meisten Acölen Ovarien. Zweifellos werden auch bei ihnen, gleichwie bei den Acölen, die primordialen Eizellen zum Teil als Nahrung für ihre im Wachstum voranschreitenden Genossen ver-

<sup>1</sup> W. ULJANIN, Turbellarien der Bucht von Sewastopol. Arbeiten d. II. Vers. russ. Naturf. zu Moskau 1869. Tom II. Moskau 1870.

<sup>2</sup> L. v. GRAFF, Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. Graz 1903. S. 35.

wendet<sup>1</sup>, und bei Microstomiden und Prorhynchiden kommt es sogar zu einer, an die Verhältnisse bei den Insecten erinnernden Differenzierung, indem jeder zukünftigen Eizelle eine Anzahl von Abortiveiern als Futter beigegeben ist oder die Primordialeier von einer einfachen (*Microstomum* nach SEKERA<sup>2</sup>) oder mehrfachen (*Prorhynchus* nach VEJDOVSKÝ<sup>3</sup> und HASWELL<sup>4</sup>) Schicht von Nährzellen (Deckzellen, Follikelzellen) umgeben. Doch kommt es niemals zu einer Scheidung des Ovariums in einen ausschließlich Dotter und einen ausschließlich Keimzellen produzierenden Abschnitt, wie dies bei den *Lecithophora* der Fall ist, wo die in solcher Weise verschiedenen funktionierenden Abschnitte als Germovitellarium verbunden oder als Germarium und Vitellarium gesondert sind.

In der Sectio *Lecithophora* lassen sich die, einen eingescheideten Rüssel besitzenden Formen als *Kalyptorhynchia* von den übrigen Familien, den *Liporhynchia*, welchen eine präformierte Rüsselscheide niemals zukommt, trennen.

Es wird, wie ich schon an andrer Stelle<sup>5</sup> betont habe, notwendig sein, in Zukunft den »Scheidenrüssel« wohl zu unterscheiden von all den verschiedenartigen Gestaltungen des Vorderendes, die man bisher auch als »Rüssel« bezeichnet hat. Dahin gehören vor allem die »Kopflappen«-Bildungen von *Catenula* und einigen *Stenostomum*-Arten, die ebenso wie das Vorderende mancher Typhloplaninen und Mesostominen<sup>6</sup> bald mehr bald weniger scharf vom Reste des Körpers abgesetzt sind, ohne daß sie von diesem durch anatomische Merkmale verschieden wären. Ein gleiches gilt von dem so außerordentlich kontraktile Vorderende des *Typhlorhynchus nanus* Laidlaw, wogegen der Kopflappen des *Stenostomum unicolor* O. Schm. und *fasciatum* Vejd. durch eine Doppelreihe querer Muskelplatten<sup>7</sup> ausgezeichnet ist, einen Charakter, der auch dem,

<sup>1</sup> L. v. GRAFF, Die Organisation der Turbellaria Acoela. Leipzig 1891. S. 46.

<sup>2</sup> E. SEKERA, Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserturbellarien II—IV. Sitzungsber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. Prag 1888. tab. I.

<sup>3</sup> F. VEJDOVSKÝ, Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. I. Diese Zeitschrift. LX. Bd. Leipzig 1895. S. 151—154.

<sup>4</sup> W. A. HASWELL, On a Prorhynchide Turbellarian from Deep Wells in New Zealand. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 40. N. S. London 1898. p. 631. tab. 48.

<sup>5</sup> Turbellarien als Paras. u. Wirte. S. 7.

<sup>6</sup> *Castrada acuta* M. Braun, *Bothromesostoma essenii* M. Braun u. *marginatum* M. Braun.

<sup>7</sup> F. VEJDOVSKÝ, Thierische Organismen der Brunnenwässer von Prag. Prag 1882. S. 55. tab. V, fig. 1—3 und 13 km.

durch seine kolbig verschmälerte Form so scharf abgesetzten Rüssel von *Rhynchoscolex*<sup>1</sup> zukommt.

Der Bau des Rüssels von *Alaurina* ist uns leider bisher noch zu wenig bekannt, doch ist derselbe bei den meisten Arten durch den Mangel der Cilien und den Besitz von Geißelhaaren und Papillen scharf abgesetzt — am wenigsten bei *A. alba* Attems<sup>2</sup>, wo diese Charaktere nur der vordersten Spitze des Rüssels zukommen. Doch läßt das Vorhandensein von Querfurchen bei manchen Arten<sup>3</sup> eine besondere Muskelausstattung vermuten. Von einer, auch nur vortübergehenden Einscheidung des Vorderendes ist aber bei *Alaurina* ebenso wenig die Rede, wie bei irgend einer der vorhergenannten Formen. Dagegen spricht BRAUN<sup>4</sup> von einem »einstülpbaren« oder »einziehbaren« Rüssel bei *Mesostoma rhynchotum* und *nigrirostrum* und genauer bekannt ist diese spontane Retraktivität des Vorderendes für *Mesostoma* (*Rhynchomesostoma*) *rostratum* (Müll.) und *Pseudorhynchus* (*Astrotrorhynchus*) *bifidus* (M'Int.). In beiden Fällen sind zahlreiche von der Leibeswand entspringende Retraktoren vorhanden, welche den Rüssel zurückziehen können, bei *P. bifidus* fehlt dem Rüssel das Cilienkleid und dieser kann entweder teilweise durch Einfaltung seiner Basis eingezogen oder ganz nach innen gestülpt werden, wogegen bei *M. rostratum* nach LUTHER<sup>5</sup> die vorderste Spitze, der »Endkegel«, nur zurückgezogen, aber niemals eingestülpt werden kann, so daß derselbe im retrahierten Zustande als Rüsselspitze von dem eingestülpten Teile des Integumentes eingeschidet wird, wie der Rüssel der *Kalyptorhynchia*. Dazu kommt, daß das Epithel dieser Scheide sich nicht bloß von jenem des Körpers, sondern auch von dem, einen ganz besonderen Charakter aufweisenden Epithel des Endkegels unterscheidet. Der Rüssel dieser Form steht demnach dem der *Kalyptorhynchia* noch näher als das Vorderende von *Pseudorhynchus* und das, die gegenüberliegenden Ränder der Basis des Endkegels verbindende Diaphragma entspricht, wie LUTHER (S. 162) mit Recht betont, der äußeren Lamelle der Muscularis des Muskelzapfens der *Kalypto-*

<sup>1</sup> E. SEKERA, Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserturbellarien. II—IV. Sitzungsber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. Prag 1888. (Böhmisch mit deutschem Auszug.) S. 324. (Separatabdruck, S. 23.) tab. II, fig. 12.

<sup>2</sup> C. Graf ATTEMS, Beiträge zur Meeresfauna von Helgoland. Wiss. Meeresuntersuchungen. N. F. II. Bd. Heft 1. Kiel und Leipzig 1897. S. 221.

<sup>3</sup> *A. composita* Metschn., *claparèdei* Graff und *prolifera* W. Busch.

<sup>4</sup> M. BRAUN, Die rhabdocöliden Turbellarien Livlands. Dorpat 1885.

<sup>5</sup> A. LUTHER, Die Eumesostominen. Diese Zeitschrift. LXXVII. Bd. 1904. S. 158. tab. I, fig. 16.

*rhynchia*. Wenn die jetzt bloß gelegentliche Einstülpung des Vorderendes hier zu einer bleibenden würde, so bedürfte es bloß einer reichlicheren Entwicklung der Muskulatur, um mit der Bildung des Muskelzapfens einen echten Scheidenrüssel zustande zu bringen. Trotzdem steht *M. rostratum* in seiner ganzen Organisation den *Kalyptrorhynchia* viel ferner als *Pseudorhynchus bifidus*.

Den Umfang der aufgestellten drei Sektionen veranschaulicht die folgende Tabelle.

## I. Sectio Hysterophora

### 1. Fam. **Catenulidae**

1. Gen. *Catenula* Ant. Dug.
2. - *Stenostomum* O. Schm.
3. - *Rhynchoscolex* Leidy
4. - *Microstomum* O. Schm.
5. - *Alaurina* W. Busch

### 2. Fam. **Macrostomidae**

1. Gen. *Mecynostomum* E. Bened.
2. - *Macrostomum* O. Schm.
3. - *Omalostomum* E. Bened.

### 3. Fam. **Prorhynchidae**

Gen. *Prorhynchus* M. Schultze

## II. Sectio Lecithophora

### a. Subsectio **Liporhynchia**

#### 4. Fam. **Typhloplanidae** nov. fam.

##### A. Subfam. **Proxenetinae**

1. Gen. *Proxenetes* Jens.
2. - *Promesostoma* L. Graff
3. - *Paramesostoma* Attems

##### B. Subfam. **Typhloplaninae**

##### I. Tribus **Olisthanellini**

1. Gen. *Olisthanella* Voigt

##### II. Tribus **Typhloplanini**

2. Gen. *Strongylostoma* Örst.
3. - *Rhynchomesostoma* Luther
4. - *Tetracelis* Ehrbg.
5. - *Castrada* O. Schm.
6. - *Typhloplana* Ehrbg.

III. Tribus **Mesostomatini**7. Gen. *Mesostoma* Ehrbg.8. - *Bothromesostoma* M. Braun5. Fam. **Byrsophlebidae** nov. fam.1. Gen. *Maehrenthalia* nov. gen.2. - *Byrsophlebs* Jens.3. - *Typhlorhynchus* Laidlaw6. Fam. **Astrotorhynchidae** nov. fam.Gen. *Astrotorhynchus* nom. nov.7. Fam. **Dalyelliidae**A. Subfam. **Graffillinae** nov. subfam.1. Gen. *Vejdovskjá* nom. nov.2. - *Provortex* L. Graff3. - *Graffilla* Iher.4. - *Syndesmis* Sillim.5. - *Collastoma* DörlerB. Subfam. **Dalyelliinae** nov. subfam.1. Gen. *Dalyellia* Flem.2. - *Didymorchis* Hasw.3. - *Jensenia* L. Graff4. - *Phaenocora* Ehrbg.5. - *Anoplodium* Ant. Schn.6. - *Opisthomum* O. Schm.8. Fam. **Genostomatidae**1. Gen. *Genostoma* Dörler2. - *Urastoma* Dörler9. Fam. **Solenopharyngidae**Gen. *Solenopharynx* L. Graffb. Subsectio **Kalyptorhynchia**10. Fam. **Trigonostomidae** nov. fam.1. Gen. *Hyporcus* nom. nov.2. - *Trigonostomum* O. Schm.11. Fam. **Schizorhynchidae** nov. fam.Gen. *Schizorhynchus* Hallez12. Fam. **Polycystididae** nov. fam.1. Gen. *Acrorhynchus* L. Graff2. - *Polycystis* Köll.3. - *Phonorhynchus* nov. gen.13. Fam. **Gyratricidae** nov. fam.Gen. *Gyratrix* Ehrbg.

## III. Sectio Reducta

14. Fam. **Fecampiidae**Gen. *Fecampia* Giard.

In diesen Rahmen werde ich die mitzuteilenden neuen Beobachtungen einfügen, wobei jene Gruppen, über welche mir solche nicht vorliegen, nur insoweit zur Besprechung kommen werden, als ich eine neue Einteilung vorgenommen oder eine neue Benennung zu rechtfertigen habe. In Fragen der Nomenclatur erfreute ich mich des Rates meines Freundes VON MAEHRENTHAL, dessen Vorschlägen<sup>1</sup> ich stets gefolgt bin.

**Catenulidae<sup>2</sup>.**

Über diese Familie sind in den letzten 20 Jahren zahlreiche Arbeiten erschienen, auf welche hier einzugehen um so weniger Veranlassung gegeben ist, als sie sich meist auf Süßwasserformen beziehen. Zu den drei von mir (Monogr. I.) adoptierten Gattungen *Microstomum*, *Stenostomum*<sup>3</sup> und *Alaurina* sind *Catenula* Ant. Dug. und *Rhynchoscolex* Leidy hinzugekommen, indem SEKERA<sup>4</sup> diesen beiden, früher ganz ungenügend charakterisierten Gattungen dadurch neuen Inhalt gab, daß er *Catenula lemnae* genauer untersuchte und den Bau eines neuen *Rhynchoscolex*, *R. Vejdoskyi* kennen lehrte. Nach dem Vorgange VEJDOVSKÝS<sup>5</sup> schlägt auch SEKERA<sup>6</sup> vor, die Gattung *Microstomum* als besondere Familie von den *Stenostomidae* abzutrennen und letzterer Familie die Genera *Catenula*, *Stenostomum* und *Rhynchoscolex* zuzuweisen. Was mit *Alaurina* zu geschehen habe, hat keiner der beiden Autoren angegeben.

<sup>1</sup> F. C. v. MAEHRENTHAL, Entwurf von Regeln der Zoologischen Nomenclatur. Zoologische Annalen, herausgeg. von M. BRAUN. Bd. I. 1904. S. 89—138.

<sup>2</sup> Nach der ältesten Gattung *Catenula* (v. MAEHRENTHAL, l. c., S. 107).

<sup>3</sup> Herr Prof. VON MAEHRENTHAL macht mich darauf aufmerksam, daß der früher angewendete Name *Stenostoma* von LATREILLE 1810 (Consid. gén. p. 217) für eine Coleopterengattung, *Microstoma* 1817 von G. CUVIER für eine Esocidengattung vergeben wurde, so daß die nächstjüngeren Namen *Stenostomum* und *Microstomum* anzuwenden sind. Ich werde im folgenden solche, von der Generaldirektion des »Tierreich« stammende Korrekturen durch Zusatz von (v. MAEHRENTHAL) kennzeichnen.

<sup>4</sup> E. SEKERA, Beitr. z. Kenntn. d. Süßwasserturbellarien. 1888. S. 344. (Separatabdruck, S. 43).

<sup>5</sup> F. VEJDOVSKÝ, Thier. Org. d. Brunnenw. S. 54.

<sup>6</sup> l. c. und: Erneute Untersuchungen über die Geschlechtsverhältnisse der Stenostomiden. Zool. Anzeiger. XXVI. Bd. Leipzig 1903. S. 607.

Mir scheint die Zerreißung dieser Familie nach dem heutigen Stande unsrer Kenntnisse nicht gerechtfertigt. Die von VEJDOVSKÝ und SEKERA für eine solche ins Feld geführten Gründe betreffen das Excretionsorgan, den Kopflappen, den Bau des Vorderdarmes und die Geschlechtsorgane.

Das Excretionsorgan ist bei allen daraufhin untersuchten *Microstomum*-Arten paarig und mit zwei Mündungen versehen, während bei *Stenostomum* ein einfacher mediodorsaler Hauptstamm<sup>1</sup> mit einfacher Mündung vorliegt, die im Hinterende des Körpers meist median [bei *S. grande* (Child) ist der Excretionsporus bisweilen aus der Mittellinie nach der Seite verschoben] gelegen ist. *Alaurina alba* Attems steht in dieser Beziehung zwischen *Microstomum* und *Stenostomum*, indem sie paarige Hauptstämme aber einen gemeinsamen Excretionsbecher besitzt, während von *A. composita* zwar die Duplicität der Hauptstämme, aber nicht die Mündung derselben bekannt ist. *Rhynchoscolex* schließt sich *Stenostomum* an, wogegen das durch das Vorhandensein einer Statocyste charakterisierte Genus *Catenula* bald einen medianen Hauptstamm (*C. lemnae* Ant. Dug.), bald ein paar seitlicher (*C. quaterna* Schmarda) Hauptstämme aufweist.

Einen deutlich durch eine Einschnürung oder durch histologisch eigentümlichen Bau abgesetzten Kopflappen finden wir bei *Catenula lemna* Ant. Dug., und auch bei *C. gracilis* (Leidy) scheint er vorhanden zu sein. Bei *Rhynchoscolex* und *Alaurina* ist der Kopflappen durch den Rüssel repräsentiert, bei *Microstomum* fehlt er und in der Gattung *Stenostomum* ist bei einigen Arten ein deutlich abgesetzter Kopflappen vorhanden<sup>2</sup>, bei andern ist er nur schwach abgesetzt<sup>3</sup> oder fehlt gänzlich<sup>4</sup>.

In bezug auf den Vorderdarm ist zunächst das Vorhandensein eines, über die Insertion des Pharynx (Oesophagus) sich nach vorn erstreckenden präpharyngealen Darmblindsackes bei *Microstomum*, *Catenula lemnae*, *Alaurina*, und das Fehlen desselben bei *Rhynchoscolex* und *Stenostomum* hervorzuheben. Die Scheidung

<sup>1</sup> Nur bei *St. gilvum* (Böhmg) scheinen paarige Hauptstämme und Mündungen vorhanden zu sein.

<sup>2</sup> *Stenostomum unicolor* O. Schm., *middendorffi* (M. Braun), *stuhlmanni* Böhmg, *turgidum* (Zach.).

<sup>3</sup> *St. ignavum* Vejd., *coluber* Leydig, *gilvum* (Böhmg).

<sup>4</sup> *St. leucops* (Ant. Dug.), *fasciatum* Vejd., *agile* (Sillim.), *langi* (J. Keller), *sieboldii* Graff, *bicaudatum* (Kennel).

des Munddarmes in einen mit Pharyngealzellen versehenen Pharynx und einen dieser Zellen entbehrenden, von VEJDOVSKÝ als Oesophagus bezeichneten Abschnitt kommt keineswegs allen *Stenostomum*-Arten zu. Bestimmt nachgewiesen ist sie nur bei *St. leucops* (Ant. Dug.), *grande* (Child) und *langi* (J. Keller), bei *St. unicolor* (O. Sch.) fehlt sie bestimmt und bei den meisten Arten ist ihr Vorhandensein fraglich.

Die Geschlechtsorgane sind überhaupt erst von wenigen Arten bekannt. Für die Systematik in Betracht kommende Unterschiede sind bloß für die bald ungelappten, bald gelappten oder folliculären, unpaaren weiblichen Geschlechtsdrüsen bekannt, welche bei *Stenostomum*<sup>1</sup> typische Ovarien sind, wogegen bei *Microstomum* und *Alaurina*<sup>2</sup>, ähnlich wie bei den Insekten, jede Eizelle von einer Anzahl ihr als Nahrung dienender Abortiveier umgeben ist.

Wenn wir diese Tatsachen zusammenfassen, so können wir sagen, daß dieselben nicht ausreichen, eine Teilung der *Catenulidae* in zwei Familien zu rechtfertigen<sup>3</sup>. Kopfklappen und Teilung des Munddarmes in Pharynx und Oesophagus sind selbst innerhalb des Genus *Stenostomum* nicht bei allen Arten vorhanden, die Geschlechtsorgane sind noch zu wenig bekannt und der Bau der Excretionsorgane sowie der präpharyngeale Darmblindsack können nicht als Familiencharaktere in Betracht kommen. Zweifellos sind einerseits *Stenostomum* und *Rhynchoscolex*, anderseits *Microstomum* und *Alaurina* miteinander näher verwandt als mit den andern Gattungen, während *Catenula* in dem Besitze einer Statocyste und im Mangel der Wimpergrübchen eigentümliche Charaktere aufweist, da sie den zweiten bloß mit *Rhynchoscolex* und der Mehrzahl der *Alaurina*-Arten<sup>4</sup> teilt, durch den ersten aber allen übrigen Catenuliden gegenübersteht. Fügt man hinzu, daß *Catenula (lemnae)* durch den Bau der weiblichen Geschlechtsdrüsen und den Besitz eines präpharyngealen Darmblindsackes an *Microstomum*, durch den Bau des Ex-

<sup>1</sup> Für *St. leucops* (Ant. Dug.) werden bis sechs Ovariallappen (= Follikel?), für *St. langi* (J. Keller) und *unicolor* (O. Schm.) ungelappte Ovarien angegeben.

<sup>2</sup> Gelappte Ovarien wurden bei *Micr. lineare* (Müll.) und *septentrionale* (Sabuss.), ungelappte bei *Catenula lemnae* Ant. Dug., *Micr. ornatum* Ulj. und *Alaurina alba* Attems beobachtet.

<sup>3</sup> Auch BÖHMIG hat sich (Die Turbellarien Ost-Afrikas, Die Tierwelt Ost-Afrikas, IV. Bd., Berlin 1897, S. 8) in gleichem Sinne ausgesprochen.

<sup>4</sup> Wimpergrübchen sind bisher nur bei einer Alaurinaspecies, *A. alba* Attems, beschrieben worden.



cretionsorgans dagegen an *Stenostomum* erinnert, so erscheint diese Gattung als Ausgangspunkt für die übrigen Catenuliden und man kann in diesem Sinne allerdings mit SEKERA<sup>1</sup> die Gattung *Catenula* als eine ursprüngliche ansehen.

Von den während meiner Reisen beobachteten *Microstomum*-Arten habe ich bloß zwei oft genug gefunden, um eine ausreichende Artcharakteristik geben zu können. Vorher sei bemerkt, daß ich in der Lage bin, das von PARÁDI<sup>2</sup> beschriebene *Microstomum* n. sp. mit *M. lineare* (Müll.) zu identifizieren. PARÁDI hat mir einige Zeit vor seinem Tode 5 Quarttafeln mit Handzeichnungen zu beliebiger Verwendung übergeben, deren eine sich auf *Microstomum* n. sp. bezieht. Außer den Hauptaugenflecken ist eine Anzahl kleinerer Pigmenthäufchen über den Stirnrand verteilt. Die Wimpergrübchen (P. sagt: »nec cephaloporos habens«) sind unverkennbar eingezeichnet, desgleichen ein Lappen der weiblichen Geschlechtsdrüse, ein Hode, die Kornsecrethäufchen enthaltende Samenblase und der S-förmige Chitinteil des Copulationsorgans. Das »organum vitelligerminans trilingue« ist durch drei langgestielte birnförmige Drüsen vertreten, welche offenbar nichts anderes sind als accessorische Drüsen des Antrum femininum.

***Microstomum groenlandicum* (Levins.). Taf. II, Fig. 5—7.**

Im Meere bei der biologischen Station Bergen und im Robbenbassin derselben fand ich nicht selten das in Fig. 5 abgebildete Tier. Ketten desselben, aus vier Zooiden bestehend, waren 1,2 bis 1,5 mm lang und bewegten sich träge. Von schlanker Form, erscheint der Körper vorn konisch verjüngt, hinten in ein langes, reichlich mit vorstehenden Klebzellen besetztes Schwänzchen ausgezogen. Der unpigmentierte Körper läßt eine schwach-gelbliche Färbung des Mesenchyms und den braun-rötlichen Darm (*da*) durchscheinen, welcher diese Farbe der Anhäufung von rötlichen Körnchen in seinem Epithel verdankt. Das verschmälerte Hinterende des Darmes endet ein gutes Stück vor der Schwanzspitze, der präpharyngeale Darmblindsack (*dab*) erstreckt sich über das Gehirn (*g*) nach

<sup>1</sup> E. SEKERA, Erneute Untersuchungen über die Geschlechtsverhältnisse der Stenostomiden. Zoolog. Anz. XXVI. Bd. Leipzig 1903. S. 577. (»Das erneute System der Turbellarien muß mit *Catenula* beginnen.«)

<sup>2</sup> K. PARÁDI, Die in der Umgebung von Klausenburg gefundenen rhabdocölen Turbellarien. Mediz.-naturw. Anzeiger d. Siebenbürg. Museums. (Orv. term. Ért. Erdél. Muz.) VI. Jahrg. 2. Heft. S. 167. Klausenburg 1881 (ungarisch).

vorn. Dem letzteren liegt ein querovaler Haufen ziegelroter Pigmentkörnchen auf, der offenbar den Augen anderer Arten entspricht. An dem ungequetschten Tiere sieht man die Seitenränder des Darmes mit seitlichen Lappen versehen, die selbst wieder aus kleineren sekundären Läppchen bestehen (Fig. 7). Diese, auch an dem präpharyngealen Blindsack (*dab*) vorhandenen Lappen verstreichen jedoch schon bei schwachem Drucke des Deckgläschens. In der Haut sind ovale, bis  $24\ \mu$  lange Stäbchenpakete (Fig. 6, *a*) reichlich verteilt; die einzelnen Rhabditen (*b*) sind spindelförmig, aber an einem Ende feiner zugespitzt als an dem andern, und bis  $16\ \mu$  lang.

Diese Form ist höchstwahrscheinlich identisch mit der von LEVINSSEN als *M. groenlandicum*<sup>1</sup> beschriebenen Art, und der »rote Fleck« im Vorderende entspricht dem Augenfleck *au* in unsrer Fig. 5. LEVINSSENS Exemplare waren bis 2 mm lang und derselbe hat auch die Geschlechtsorgane beschrieben, welche ich nie gesehen habe.

**Microstomum mundum** n. sp. Taf. II, Fig. 8—11.

Von den bei Sewastopol beobachteten Catenuliden habe ich keine mit ULJANINS *M. ornatum*<sup>2</sup> oder PEREYASLAWZEWAS unbenanntem *Microstoma* sp.<sup>3</sup> identifizieren können. Ich beschreibe dafür unter obigem Namen eine, bemerkenswerte Eigentümlichkeiten bietende Form, welche ich einmal im Sande beim St. Georgskloster<sup>4</sup> gefunden habe. Es war eine fast 2 mm lange Kette von acht Zooiden, deren Vorderende in Fig. 8. abgebildet ist. Das Tier ist farblos und entbehrt der Augen, sein Mesenchym zeigt eine feine matte Punktierung, während der Darm (*da*) von stark lichtbrechenden Körnchen erfüllt ist und im ungequetschten Zustande ähnlich wie bei der eben beschriebenen Form seitlich mit Ausbuchtungen und kleineren Läppchen versehen ist, die auch dem präpharyngealen Blindsack (*dab*) zukommen. Die etwa  $12\ \mu$  dicke Hautschicht ist nicht scharf abgegrenzt. Unter ihr und stellenweise etwas über ihre Oberfläche vorragend finden sich zweierlei Einlagerungen: ovale Pakete von feinen, an beiden Enden zugespitzten, spindelförmigen,  $16\text{--}20\ \mu$  langen

<sup>1</sup> G. M. R. LEVINSSEN, Bidrag til kundskab om Grönlands Turbellariefauna. Vidensk. Meddel. naturhist. Foren. i Kjöbenhavn 1879—1880. p. 194.

<sup>2</sup> W. ULJANIN, l. c. S. 42. tab. 4, fig. 2 u. 3.

<sup>3</sup> S. PEREYASLAWZEWA, Monographie des Turbellariés de la mer noire. Odessa 1892. p. 244. tab. XV, fig. 133—136, tab. XVI, fig. 15, 137—149.

<sup>4</sup> Mit dieser Bezeichnung ist immer der früher (Mar. Turb. Orotavas I. S. 191) erwähnte Fundort gemeint.

Rhabditen und dazwischen kleine Häufchen von je drei bis neun stark lichtbrechenden eiförmigen Körperchen. Die letzteren sind  $6\ \mu$  lang und besitzen, ähnlich wie die von mir beschriebenen Nematocysten des *Microstomum rubromaculatum*<sup>1</sup>, an dem einen Ende eine kleine unvermittelt vorragende Spitze (Fig. 9), die sich in einen Zentralfaden fortzusetzen scheint (*a*). Doch sah ich hier ebensowenig wie dort jemals einen Faden hervorschnellen und im optischen Querschnitte (*b*) erweist sich der scheinbare Zentralfaden als aus wurstförmigen Massen einer feinkörnigen Substanz bestehend. Als eine andre Besonderheit dieser Art erscheint die Fähigkeit, das Epithel der Wimpergrübchen (*w*) nach außen vorzustülpen (*w*, und Fig. 11). Diese Vorstülpung kann freiwillig oder als Wirkung stärkerer Kompression erfolgen und dann wieder von einer Zurückziehung des Epithels in die normale Lage gefolgt sein. Auffallend ist hier auch die (16—20  $\mu$  betragende) Länge und zungenförmige Gestalt (Fig. 10) der am Hinterende der Zooide dicht gestellten und von da einzeln auch weiter nach vorn sich verteilenden Klebzellen (*klx* und *klx*<sub>1</sub>).

### Macrostomidae.

Die Kenntnis dieser Familie hat mit der Entwicklung der Turbellarienkunde nicht Schritt gehalten und während der letzten 20 Jahre nur durch VEJDOVSKÝ'S<sup>2</sup> Beschreibung des *Macrostomum obtusum* eine nennenswerte Bereicherung erfahren. Zugleich hat diese mit Wimpergrübchen versehene Form eine Brücke zu den *Catenulidae* geschlagen. Dagegen sind die schon früher<sup>3</sup> von mir ausgesprochenen Zweifel über die Zugehörigkeit der mit einer Statocyste versehenen *Mecynostomum*-Arten zu den Macrostomiden durch den Nachweis der Identität des *Mecynostomum agile* mit *Aphanostoma rhomboides*<sup>4</sup> noch verstärkt worden und veranlassen mich, alle bisher zu *Mecynostomum* gezählten Species als *Species dubiae Rhabdocoelorum* zu behandeln, mit alleiniger Ausnahme des *Mecynostomum caudatum* (Ulj.). Für dieses allein wird mit Bestimmtheit das Vorhandensein eines Darmes beschrieben, während anderseits die An-

<sup>1</sup> L. v. GRAFF, Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. S. 252. tab. XV, fig. 16.

<sup>2</sup> F. VEJDOVSKÝ, Zur vergl. Anatomie der Turbellarien. Diese Zeitschrift. LX. Bd. Leipzig 1895. S. 155—158. tab. VII, fig. 95—102.

<sup>3</sup> Monogr. Turbell. I. Leipzig 1882. S. 237.

<sup>4</sup> Marine Turbellarien Orotavas. I. S. 219.

gaben, welche auf folliculäre Hoden schließen lassen, sämtlich für jene zweifelhaften Formen gemacht wurden, so daß jetzt dieser Charakter aus der Genusdiagnose eliminiert werden muß.

Aber auch der wesentlichste, von ED. VAN BENEDEN<sup>1</sup> zur Unterscheidung der, einer Statocyste entbehrenden, Gattungen *Macrostomum*<sup>2</sup> und *Omalostomum* statuierte Charakter des doppelten oder einfachen Ovariums verliert dadurch an praktischem Werte, daß für eine Anzahl von Arten, die nach dem Verhältnisse der Stellung von Mund und Augen zu *Macrostomum* zu rechnen wären (*M. setosum*, *megalogastricum*, *obtusum*), die Duplicität der Ovarien noch nicht festgestellt ist. Es erschiene deshalb angezeigt, die Wimpergrübchen als diagnostisches Merkmal heranzuziehen. Indessen halte ich es für besser, mit einer solchen Neuerung bis zur weiteren Ausgestaltung unsrer dürftigen Kenntnis dieser Familie zuzuwarten und die Genusdiagnosen einstweilen zu fassen, wie folgt:

1. Genus *Mecynostomum* E. Bened.: Macrostomidae mit einer Statocyste und mit zwei Ovarien.
2. Genus *Macrostomum* O. Schm.: Macrostomidae ohne Statocyste, mit zwei Ovarien; Mund hinter dem Gehirn und den Augen gelegen.
3. Genus *Omalostomum* E. Bened.: Macrostomidae ohne Statocyste, mit einem Ovarium, Mund vor dem Gehirn und den Augen gelegen.

Ich habe bloß über einige Arten des Genus *Macrostomum* zu berichten.

***Macrostomum appendiculatum* (O. Fabr.).** Taf. II, Fig. 1 A und B.

Dieser Name umfaßt als Synonyma nicht bloß *M. hystrix* Örsted und *M. erinaceum* C. Girard, sondern auch *M. ventriflavum* Pereyaslawzewa<sup>3</sup>. Sobald man davon absieht, daß letztere den chitinösen Penis relativ zu groß gezeichnet hat, bietet auch die Abbildung keinerlei Handhabe zur Trennung von dem weitverbreiteten *M. appendiculatum*.

<sup>1</sup> ED. VAN BENEDEN, Étude zool. et anatom. du genre *Macrostomum* et description de deux espèces nouvelles. Bull. Acad. roy. Belgique. 2. sér. Tom. XXX. Bruxelles 1870. p. 132.

<sup>2</sup> *Macrostoma* Örst. ist nach AGASSIZ' Nomenclatur schon 1826 von RISSO für eine Fischgattung vergeben worden (v. MAEHRENTHAL).

<sup>3</sup> S. PEREYASLAWZEWA, l. c., p. 244. tab. II, fig. 16.

Ich habe überdies zweifellose Exemplare dieser Art im Hafen von Sewastopol nahe bei der Mündung des schwarzen Flusses gefunden, kenne dieselbe auch von Venedig, wo ich sie unter dem Ponte Rialto fischte, und Ancona, wo sie Ende März an der Außenseite des nördlichen Hafendamms auf Schleimalgen häufig zu finden ist. Den sehr variierenden Penis habe ich an letzterer Lokalität gezeichnet: die scharfe Spitze war in rechtem Winkel von der Basis abgebogen, bald schwach gekrümmt (Fig. 1 A), bald gerade (B) und hatte eine Länge von 25  $\mu$ .

**Macrostomum gracile** (Pereyasl.). Taf. II, Fig. 2.

Eine im Sande beim St. Georgskloster gefundene Form halte ich für identisch mit der von PEREYASLAWZEWA (l.c., p. 243, tab. III, fig. 17) beschriebenen Art. Das gänzlich unpigmentierte Tier ist nur wenig über 1 mm lang und hat im Kriechen die von mir (Monogr. I. tab. IV, fig. 1) für *M. hystrix* abgebildete Gestalt. Das quer abgestutzte Vorderende ist bis in die Höhe der Mundspalte mit einzelnen Geißelhaaren besetzt, das mit Haftpapillen besetzte Hinterende durch eine seichte Einschnürung spatelförmig gestaltet und die Oberfläche des Körpers mit höchstens 12  $\mu$  langen Paketen kleiner (6  $\mu$  langer) Rhabditen besät. Jedes Paket enthält deren 3—7, selten bis 15 Stück. Die kleinen schwarzen Augen sitzen in der Höhe des Vorderrandes des (meist als Längsspalte erscheinenden) Mundes und sind beim kriechenden Tiere bloß um  $\frac{1}{4}$  der Körperbreite voneinander entfernt. Beim gequetschten Tiere beträgt die Entfernung der Augen voneinander  $\frac{1}{3}$  der Körperbreite und ihre Entfernung vom Vorderende  $\frac{1}{7}$  der Gesamtlänge des Körpers. Der von Cilien ausgekleidete Darm ist seitlich fein gelappt, schwachgelblich gefärbt und enthält neben glänzenden Körnchen reichlich gelbe Diatomeen.

Die langgestreckten, schlauchförmigen Hoden, etwa halb so lang als die Entfernung vom Pharynx bis zum Hinterende, beginnen kurz hinter dem Munde und nehmen die Seitenwände des Körpers ein, hinten allmählich in feine Vasa deferentia verschmälert, welche quer zum Copulationsorgan konvergierend, zu je einer falschen Samenblase anschwellen, ehe sie durch eine gemeinsame Öffnung in die birnförmige Samenblase eintreten, deren längsgestellte Kornsecretmassen von dem, die Einmündung der Vasa deferentia umgebenden Drüsenkranz herkommen. Diese birnförmige Blase trägt ein fast grades, 56  $\mu$  langes Chitinrohr, das nur an seiner verjüngten aber

stumpf endenden Spitze etwas abgebogen ist und hier (Fig. 2\*) auf seiner Konvexität eine vom Ende abgerückte Öffnung aufweist. Die Spermatozoen sind fadenförmig, an beiden Enden in feine Geißeln ausgezogen, wie ich sie für *M. appendiculatum* (= *hystrix*, s. Monogr. I. tab. IV, fig. 6) abgebildet habe. Hinter und unter den beiden Hoden liegen die gleichfalls den Seiten des Körpers angehörenden Ovarien.

Der einzige Umstand, welcher der Identifizierung mit *Macrostoma gracile* Pereyasl. entgegensteht, ist der letzteren Angabe, daß vor der birnförmigen, den Penis tragenden Blase ein besonderes, großes Samenreservoir vorhanden sei. Doch kann ich dieses, das vielleicht noch nicht gefüllt war, übersehen haben.

**Macrostomum timavi** n. sp. Taf. II, Fig. 3 und 4.

Es sei gestattet, hier eine neue Art zu beschreiben, die ich im Brackwasser des Hafens von Duino vor nunmehr 20 Jahren im Monate August gefunden habe. Von der Gestalt und Organisation des *M. appendiculatum*, ist sie von dieser und andern Arten durch die Form des Penis, von *M. tuba* aber außerdem auch noch durch die Gestalt der Spermatozoen unterschieden. Der, einer großen birnförmigen Samenblase ansitzende, Penis ist ähnlich gestaltet wie bei der letztgenannten Art, nur daß hier die Mündung der schwach gebogenen Spitze ausgeschweift (Fig. 3) und überdies auf der einen Seite (Fig. 4) geschlitzt erscheint. Die Länge des Chitinrohres beträgt 90  $\mu$ . Die Spermatozoen sind bis 0,1 mm lange, an beiden Enden fein zugespitzte Fäden.

**Typhloplanidae** nov. fam.

Die bisher als Mesostomidae bezeichnete artenreichste Familie der Rhabdocölen ist namentlich in bezug auf ihre im süßen Wasser lebenden Formen von so vielen Beobachtern studiert worden, daß sie heute als die am genauesten bekannte unter allen Turbellarien-Familien betrachtet werden kann. Zuletzt hat LUTHER (l. c.) auf Grund einer monographischen Bearbeitung der Anatomie und Histologie der Süßwasserformen ein neues System der Subfam. *Eumesostomina* aufgestellt. Indem ich dasselbe vollinhaltlich annehme<sup>1</sup>, kann ich zugleich darauf hinweisen, daß mich das neuerliche Studium verschiedener mariner Formen zu der Überzeugung geführt hat, es müßten die mit zwei getrennten Geschlechtsöffnungen versehenen

<sup>1</sup> Vgl. S. 93.

(bisher in der Subfam. *Byrsophlebina* vereinten) Arten als besondere Familie von den übrigen, bloß einen Geschlechtsporus besitzenden Typhloplaniden abgetrennt werden, wobei die letzteren, den internationalen Nomenclaturregeln entsprechend, als *Typhloplanidae*<sup>1</sup> zu bezeichnen sein werden.

Die Familiendiagnose hätte folgendermaßen zu lauten:

Rhabdocoela, deren Vorderende weder unbewimpert, noch in einen Scheidenrüssel umgewandelt ist. Mit rosettenförmigem Pharynx, ventralem Mund und einer einzigen Geschlechtsöffnung. Mit Germovitellarien oder getrennten Germarien und Vitellarien, sowie mit, meist kompakten paarigen Hoden. Echte Wimpergrübchen und Statocysten fehlen.

Diese Familie teile ich in zwei Unterfamilien, die *Proxenetinae* und *Typhloplaninae*, von welchen die erste die früher von mir (Monogr. I) aufgestellten Subfam. *Promesostomina* und *Proxenetina*, sowie das *Mesostoma neapolitanum* umfaßt, während die zweite meiner Subfam. *Eumesostomina* (ausschließlich *Otomesostoma*) entspricht.

#### Proxenetinae nov. subfam.

Typhloplaniden mit zwei Germovitellarien oder zwei Germarien und von denselben getrennten Vitellarien sowie zwei kompakten, meist kleinen, rundlichen Hoden.

Enthält mit Ausnahme des im Süßwasser der Solowetzkischen Inseln gefundenen *Promesostoma graffii* (Mereschk.)<sup>2</sup> durchwegs marine Arten und ist nach dem heutigen Stande unsrer Kenntnisse in drei folgendermaßen zu charakterisierende Gattungen einzuteilen:

1. Genus *Proxenetes* Jens.: Proxenetinae mit zwei Germovitellarien und mit einer meist sehr großen und mit Chitingebilden versehenen Bursa seminalis.
2. Genus *Promesostoma* L. Graff: Proxenetinae mit zwei Germarien und zwei von denselben getrennten Vitellarien. Weibliche Hilfsapparate meist fehlend.

<sup>1</sup> Der älteste Gattungsname für Vertreter dieser Familie ist der von EHRENBURG 1831 eingeführte *Typhloplana*, während *Mesostoma* als Gattungsname erst 1836 von EHRENBURG angewendet wird (v. MAEHRENTHAL).

<sup>2</sup> C. MERESCHKOWSKY, Über einige Turbellarien des Weißen Meeres. Arch. f. Naturgesch. 45. Jahrg. I. Bd. Berlin 1879. S. 48. tab. IV, fig. 2 u. 5 (*Mesostomum Graffii*).

3. Genus *Paramesostoma* Attems: Proxenetinae mit zwei Germanien und einem von denselben getrennten, netzartigen Vitellarium, mit einer Bursa seminalis. Ich habe über Arten aller drei Gattungen zu berichten.

**Proxenetes flabellifer** Jens. Taf. II, Fig. 25—30.

Diese Art, deren Bau von JENSEN<sup>1</sup> und mir<sup>2</sup> studiert wurde, habe ich in Alexandrowsk nächst der biologischen Station, sowie in Pala Guba häufig angetroffen und teile einige Einzelheiten über den Bau ihrer merkwürdigen Bursa seminalis deshalb mit, weil mit Rücksicht auf die noch gänzlich unbekannte Funktion dieses Organs jede neue Tatsache von Interesse ist.

Was zunächst die Chitinanhänge am blinden Ende der Bursa betrifft, so variiert die Länge und Gestalt des Basalstückes vielfach. Fig. 25 und 26 stellen die Extreme dar unter den beobachteten, bald mit einem einfachen Ringe in die Leibeshöhle mündenden, bald mit Fortsätzen bloß am distalen oder sowohl am distalen (*a*) als am proximalen Ende (*b*) versehenen Formen dieses basalen Rohres. JENSEN sah aus letzterem drei bis vier lockig gekrümmte Chitinröhrchen hervortreten. Ich beobachtete deren immer nur zwei und überzeugte mich diesmal davon, daß dieselben (*c*) tatsächlich an der Spitze eine Öffnung besitzen.

Die Chitinzähne, welche in der Auftreibung des Bursastieles dicht vor dessen Einmündung in das Atrium genitale gefunden wurden, variierten an meinem Fundorte beträchtlich, sowohl was ihre Zahl als auch ihre Form betrifft. Stets sitzen sie einer Basalplatte auf und von den gefundenen neun Exemplaren dieser Art war eines mit zwei (Fig. 27), drei mit fünf (Fig. 30), drei mit sechs (Fig. 28) und je eines mit sieben und acht Zähnen versehen. Bei letzterem (Fig. 29) ist die, die übrigen Zähne überragende, Länge und Krümmung des ersten und des letzten besonders auffallend. Der beerenförmige Secretbehälter, welcher nach JENSEN an der den Zähnen gegenüberliegenden Seite angebracht sein soll, lag bei einem meiner Exemplare (Fig. 30) unmittelbar unterhalb der Basalplatte und die birnförmigen Secretballen (*kd*, *kd*,) schienen in der Umgebung der Platte auszumünden.

Von den beobachteten neun Individuen enthielten fünf je einen 1,5—2 mm langen Nematoden — offenbar als Fraßobjekt — in ihrem

<sup>1</sup> l. c., p. 36. tab. II, fig. 13—18.

<sup>2</sup> Monogr. Turbell. I., S. 277. tab. VIII, fig. 15—17.



Darme. Dazu waren bei einem noch die unverdaute Haut eines zweiten Nematoden, bei den andern überdies auch Crustaceen im Darm enthalten.

**Proxenetes cochlear** Graff. Taf. II, Fig. 31—33.

Dieser von mir<sup>1</sup> in Millport und Roscoff, von SABUSSOW<sup>2</sup> auch im Weißen Meere gefundenen Art begegnete ich bei Puerto Orotava und Bergen. An letzterem Orte (Damsgaard) fand sich neben der typischen Form auch ein Exemplar der von mir als var. *uncinatus* beschriebenen (jetzt als Subspecies *P. cochlear uncinatus* zu bezeichnenden) Form mit Chitinzähnen im Ausführungsgange der Bursa seminalis. Indessen boten diese ein von jener Beschreibung (l. c. Fig. 5) abweichendes Verhalten dar. Hier waren nämlich nicht vier, sondern sieben Zähne vorhanden, welche einer Basalplatte (Fig. 31 a) aufsaßen, wie dies für die homologe Bildung des *Proxenetes flabellifer* beschrieben wurde. Diese Basalplatte verbreiterte sich an ihrem proximalen Ende (b) und war hier ganz besetzt mit feinen Stacheln, die am längsten an jenem Rande der Platte erscheinen, welcher sich als Fortsetzung der, die großen Zähne tragenden Leiste darstellt. Eine andre Eigentümlichkeit lag hier in dem Kranze starkglänzender birnförmiger Höckerchen (c), welcher das Ende des Bursa-Ausführungsganges kurz vor seiner Einmündung in das Atrium genitale zierte. Sie entsprechen wahrscheinlich den »stark glänzenden Körnern in der Umgebung der Geschlechtsöffnung«, welche ich für die typische Form (l. c., Fig. 1 ad.) abgebildet habe. Dieselben stellen hier zweifellos ein Drüsensecret dar, indem sich bei starker Vergrößerung jedes Höckerchen in einen Haufen von kleinsten Stäbchen (Fig. 32) auflöst, die von schleimiger Konsistenz sind. Bei demselben Individuum konnte ich mich auch davon überzeugen, daß der Chitin- anhang am blinden Ende der Bursa aus zwei, an der Basis zwar verschmolzenen, aber im übrigen selbständigen Röhrechen besteht, deren freie Enden (Fig. 33) mit der Leibeshöhle durch eine schwach trichterförmig erweiterte Mündung kommunizieren.

**Promesostoma marmoratum** (M. Schultze). Taf. II, Fig. 17 und 18.

Diese nicht bloß in Zeichnung und Färbung des Körpers, sowie Form und Farbe der Augen, sondern auch in der Länge und Form

<sup>1</sup> Monogr. Turbell., S. 279. tab. VIII. fig. 1—4.

<sup>2</sup> H. P. SABUSSOW, Beobachtungen über die Turbellarien der Inseln von Solowetzk. Trudi d. Ges. d. Naturf. d. Universität Kasan, Bd. XXXIV. Heft 4. Kasan 1900. p. 20.

des chitinösen Copulationsorgans so außerordentlich variierende Art wird zweckmäßig in zwei Subspecies zerfällt werden, je nach dem Vorhandensein oder Fehlen des die braune Marmorierung hervorbringenden Mesenchympigmentes:

*P. marmoratum marmoratum* (M. Schultze) mit reticulärem Mesenchympigment und *P. marmoratum nudum* n. subsp. ohne solches Pigment.

Zu der ersteren gehört auch die von JENSEN<sup>1</sup> aufgestellte var. *maculata*, bei welcher das reticuläre Pigment auf die Gegend zwischen und vor den Augen beschränkt ist und hier einen dunklen Fleck herstellt.

Bei beiden Unterarten kann das Epithelialpigment fehlen oder vorhanden sein, einen mattgelben bis orangeroten Ton haben.

Die von LEVINSSEN<sup>2</sup> auf das angebliche Fehlen einer Linse in den Augen und die Gabelung der Spitze des chitinösen Penis begründete var. *groenlandica* glaube ich fallen lassen zu müssen. Der erste Charakter erscheint höchst zweifelhaft, und was den zweiten angeht, so sind Varianten in der Gestaltung des Penis und namentlich der Spitze desselben eine bei den Rhabdocölen so häufige Erscheinung, daß sie wohl notiert, aber in dem heutigen Stadium der Turbellariensystematik nur in ganz besonderen Fällen zur Aufstellung von Varietäten benutzt werden sollten.

Ich fand diese Species bei Alexandrowsk (auch in Pala Guba), Bergen und Sewastopol, an den ersten beiden Orten sehr häufig. Die Exemplare von Alexandrowsk enthielten alle rötliches Epithelialpigment, das braune, reticuläre Pigment war dagegen nur spärlich in der Augenregion vorhanden, sie gehörten daher sämtlich zu JENSENS var. *maculata*. Bei Bergen (Damsgaard, Laksevaag und Strudshafen auf Follesö) fand ich diese Varietät u. a. in der, Fig. 18 dargestellten, Modifikation, wo das gesamte vorhandene reticuläre Pigment als Verästelung des Pigmentbechers der Augen erscheint, dann neben typisch pigmentierten auffallend häufig solche Individuen, welche nicht bloß des braunen Bindegewebspigmentes, sondern auch des Epithelialpigmentes gänzlich entbehrten und daher farblos erschienen.

Bei Sewastopol ist vorliegende Art schon früher beobachtet

<sup>1</sup> O. S. JENSEN, Turbellaria ad litora Norvegiae. Bergen 1878. p. 32.

<sup>2</sup> l. c., p. 172. tab. III, fig. 2—3.

worden, denn ULJANINS *Mesostomum ensifer*<sup>1</sup> wie auch PEREYAS-LAWZEWA *Promesostoma bilineata*<sup>2</sup> sind zweifellos mit ihr identisch. Individuen mit der Zeichnungsmodifikation, welche der letztgenannten entspricht, habe ich auf einer Boje der Reede von Sewastopol mehrfach gefunden (Fig. 17).

***Promesostoma murmanicum* n. sp. Taf. II, Fig. 19—24.**

Ich fand diese bis 0,6 mm lange, rasch schwimmende Form zwischen Ulven vor der Biologischen Station Alexandrowsk und in Pala Guba. In freier Bewegung ist der Körper etwa viermal so lang, als seine größte Breite (in der Mitte) beträgt, die Enden nur wenig verschmälert, das vordere quer abgestutzt, das hintere zugerundet (Fig. 19). Letzteres läßt bisweilen ein kleines stumpfes Schwänzchen erkennen (Fig. 20). Die bei Druck sich leicht in Fetzen ablösende Haut ist ganz farblos und erfüllt von krümeligen, rundlichen Pseudorhabditen. Im übrigen erscheint der Körper gelb mit brauner Marmorierung und nur jederseits der Augen (*au*) ist ein ganz farbloser Fleck ausgespart und die Lage des Pharynx, sowie der Geschlechtsdrüsen durch hellere Färbung markiert. Die Farbe wird durch den Darm bedingt und rührt her von zweierlei Elementen: 1) ovalen Zooxanthellen (Fig. 21 *z*), welche massenhaft im Darmepithel — in manchen Zellen bis 30 Stück — enthalten sind und 2) von den ebenfalls in den Darmzellen eingeschlossenen Häufchen brauner Kügelchen (Fig. 21 *pv*). Diese sind bald gleichmäßig zwischen den Zooxanthellen verteilt, bald nur sehr spärlich vorhanden, wo dann die Gesamtfärbung eine fast rein gelbe wird. Der Darm erstreckt sich, an seiner Peripherie vielfach gelappt (Fig. 20 *da*), vom Vorderende bis zur Geschlechtsöffnung und nimmt, mit Ausnahme der zwei hellen Stellen vor den Augen, fast den ganzen vom Genitalapparat freigelassenen Raum ein. Der Mund (*m*) liegt dicht unterhalb des Vorderendes und führt in eine geräumige Pharyngealtasche (*pht*), in deren Grunde unmittelbar hinter den Augen der verhältnismäßig kleine Pharynx (*ph*) ruht. Die Augen (*au*) sind voneinander nur wenig weiter entfernt als vom Seitenrande und bestehen aus einem großen halbmondförmigen, von groben runden Kügelchen gebildeten

<sup>1</sup> l. c., p. 13. tab. V, fig. 6, *Mesostomum ensifer* n. sp. — Von PEREYAS-LAWZEWA, l. c., p. 249. tab. III, fig. 20, neuerlich beschrieben, aber p. XVI als »*Promesostoma ensifer* Graff« angeführt.

<sup>2</sup> l. c., p. 247. tab. III, fig. 19; tab. IX, fig. 57 *a—j*; tab. X, fig. 63 *i*.

schwarzen Pigmentbecher, dessen laterale Konkavität eine deutliche Linse einschließt.

Die beiden tief eingeschnittenen Dotterstücke (*vi*) beginnen im zweiten Körperfünftel und sind fast bis zu der, nahe dem Hinterende gelegenen, Geschlechtsöffnung (*gö*) zu verfolgen, die beiden keulenförmigen Keimstücke (*ge*) nehmen das Ende des dritten und das ganze vierte Fünftel der Körperlänge ein, während die länglich-schlauchförmigen Hoden (*te*) dem zweiten Fünftel angehören und mit den von ihrem hinteren Ende abgehenden Vasa deferentia (*vd*) etwas hinter der Körpermitte zu dem hier liegenden blinden Ende des männlichen Copulationsorgans konvergieren. Dieses besteht aus zwei, durch eine Einschnürung getrennten ovalen Blasen, deren vordere, die Samenblase (*vs*), die getrennt einmündenden Vasa deferentia aufnimmt, während die hintere (*vg*) von Kornsecretsträngen ausgekleidet ist, die wahrscheinlich von (mir entgangenen) entsprechenden Drüsen geliefert werden. Von der Kornsecretblase zieht ein langes und leicht S-förmig gekrümmtes Rohr, der Ductus ejaculatorius (*de*) gegen die Geschlechtsöffnung, um ein Stück vor dieser mit einer leichten Erweiterung zu enden. Seine Spitze kann sich fernrohrartig einstülpen (Fig. 24 \*) und an seiner Innenwand laufen, von der Basis bis zur Spitze getrennt bleibende, Stränge eines aus stark lichtbrechenden Körnchen bestehenden Secretes herab, die von einem Büschel an der Basis des Ductus ejaculatorius einmündender langgestielter Drüsen (*pd*) geliefert werden. Das Secret dieser Penisdrüsen unterscheidet sich nicht bloß durch stärkeren Glanz, sondern auch durch die gröbere Beschaffenheit seiner Körnchen von dem in der Kornsecretblase enthaltenen fett-glänzenden Secrete. Die Abschnürung der Samenblase von der Secretblase ist manchmal noch stärker als in Fig. 20 ausgeprägt, indem zwischen beide ein kurzes Röhrchen als Verbindung eingeschaltet erscheint, kann aber bisweilen (Fig. 22) auch ganz fehlen. An stark gequetschten Präparaten, woselbst die Secretblase entleert wurde, erkennt man die Muscularis der Secretblase (Fig. 23 *vg*) und der Samenblase (*vs*), wogegen die Wand des Ductus ejaculatorius (*de*) eine glänzende (chitinöse?) Beschaffenheit aufweist, wodurch sie sich von der dünnen Wandung des männlichen Genitalkanals (*am*) deutlich abhebt.

Als Hilfsorgane des weiblichen Apparates finden sich ein zunächst der Geschlechtsöffnung liegendes kleines birnförmiges Divertikel, wahrscheinlich ein Receptaculum seminis (Fig. 20 *rs*) vorstellend, sowie ein dem männlichen Copulationsorgan an Umfang gleichendes

und ihm parallel liegendes Organ, das als Bursa copulatrix anzusprechen sein dürfte. Es besteht dasselbe aus einem großen retortenförmigen Spermabehälter (*bc*) und einem, dem Ductus ejaculatorius ähnlich gestalteten Ausführungsgange (*bc*), welcher stark muskulös ist. Dies spricht sich auch in lebhaften Krümmungen aus, sowie darin, daß man Kontraktionswellen von der Basis zur Spitze verlaufen sieht, mit welchen Sperma-Ejaculationen verbunden sind.

Die etwa 0,2mm langen fadenförmigen Spermatozoen bestehen aus einem dickeren Vorderteil und einem etwa ein Drittel der Gesamtlänge ausmachenden feinen Schwanzanhang. Im Darmlumen fand ich stets nur Diatomeen.

### **Promesostoma ovoideum** (O. Schm.).

Nachdem unterdessen von dieser Species durch GAMBLE<sup>1</sup> des schwarzen Bindegewebspigmentes vollständig entbehrende Individuen beschrieben worden sind, wird auch hier eine Spaltung in zwei Subspecies vorzunehmen sein:

*P. ovoideum ovoideum* (O. Schm.), die typisch pigmentierte (— welche ich auch im Lago grande von Meleda gefunden habe —) und

*P. ovoideum purum* n. subsp., die unpigmentierte.

### **Promesostoma solea** (O. Schm.).

Dasselbe gilt für diese Art, welche aus dem gleichen Grunde in die typische Unterart *P. solea solea* (O. Schm.) und die von PEREYAS-LAWZEWA<sup>2</sup> beschriebene pigmentlose Form geschieden werden muß. Ich schlage vor, letztere als *P. solea inornatum* n. subsp. zu bezeichnen.

### **Paramesostoma neapolitanum** (Graff). Taf. III, Fig. 1—4.

Diese von mir<sup>3</sup> in Neapel gefundene Art ist seither durch JAMESON<sup>4</sup> in der irischen See und Graf ATTEMS<sup>5</sup> bei Helgoland gefunden worden. Dem letzteren verdanken wir eine Darstellung der Anatomie, auf Grund deren er das neue Genus *Paramesostoma* für vorliegende Species aufstellte. Mit ihr identisch ist *Promesostoma pachydermum* Pereyasl.<sup>6</sup> Ich fand dieselbe vor der biologischen Station

<sup>1</sup> F. W. GAMBLE, Report on the Turbellaria of the L. M. B. C. District. Transact. Liverpool Biol. Soc. Vol. VII. 1893. p. 156. tab. XII, fig. 10 u. 12 (wieder abgedruckt in: The fourth Volume of Reports upon the Fauna of Liverpool Bay and neighbouring Seas, Liverpool 1895. p. 62).

<sup>2</sup> l. c., p. 251. tab. III, fig. 22; tab. X, fig. 63j.

<sup>3</sup> Monogr. Turbell. I, S. 310. tab. VI, fig. 31—33.

<sup>4</sup> H. L. JAMESON, Additional notes on the Turbellaria of the L. M. B. C. District. Transact. Liverpool Biol. Soc. Vol. XI. p. 166. tab. V, fig. 1.

<sup>5</sup> C. Graf ATTEMS, l. c., S. 223. tab. II, fig. 10—14.

<sup>6</sup> l. c., p. 250. tab. III, fig. 21.

Sewastopol, nachdem ich im März 1885 und April 1887 in Lesina unterhalb des Franziskaner-Konvents mehrere Exemplare untersucht hatte.

Meiner Darstellung der Organisation schicke ich die Bemerkung voraus, daß das die Organe in ihrer gegenseitigen Lage erhaltene Mesenchym sehr locker und die Mesenchymmuskulatur sehr spärlich zu sein scheinen, da die einzelnen Organe (Hoden, Keimstöcke), namentlich aber die Teile des Copulationsapparates, sich schon bei schwachem Drucke des Deckgläschens sehr stark und in verschiedenem Sinne verschieben können. So findet man z. B. das männliche Copulationsorgan bald vor bald hinter der Geschlechtsöffnung, mit der Spitze nach hinten oder nach vorn gerichtet, oder auch quergestellt.

Aus der großen Zahl meiner Skizzen scheint mir Fig. 1 die normale Lage der Teile im ungequetschten Tiere darzustellen und ich bemerke dazu, daß dieselbe das größte von mir beobachtete Exemplar (Länge im freien Kriechen 0,96 mm) betrifft. Über die Rhabditen und deren Verteilung sowie die beiden das Vorderende mit den großen Rhabditen versorgenden beiden Stäbchenstraßen (*rh*) hat ATTEMS eingehend berichtet. Ich füge hinzu, daß die ganz großen, bis nahezu 40  $\mu$  langen Rhabditen der Stäbchenstraßen nicht selten an beiden Enden scharf zugespitzt sind, während die ganz kleinen, über den ganzen Körper verteilten, bisweilen als eiförmige Körperchen von nicht mehr als 2,5  $\mu$  auftreten. Die Klebzellen, welche jene schon von ATTEMS erwähnten Epithelhöckerchen hervorrufen, besetzen besonders reichlich den, bisweilen durch eine seitliche Einbuchtung abgesetzten, Schwanzteil (*kx*) und sind außerdem einzeln bis vor den Pharynx zerstreut (*kx*<sub>1</sub>). Als flache Wärzchen, wie sie hier gezeichnet sind, sieht man sie bloß am ungequetschten Tiere und die von ATTEMS gegebene Fig. 11 stellt ein Tier vor, das sich mit einzelnen seiner seitlichen Klebzellen festgeheftet hat. Die »Stäbchen« in den Klebzellen seiner Fig. 12 sind nicht Rhabditen, sondern die Elemente des zur Festheftung dienenden Sekrets. Der Pharynx (*ph*) — von mir (l. c.) zu klein und von ATTEMS (Fig. 10) zu groß gezeichnet — nimmt im ungequetschten Tiere die Körpermitte ein, die hinter demselben von ATTEMS eingezeichneten Zellen sind offenbar Speicheldrüsen.

Von den Geschlechtsdrüsen nimmt zunächst der Dotterstock (*vi*) unsere Aufmerksamkeit in Anspruch. Er besteht aus zwei seitlichen, vom Gehirn bis nahe zur Geschlechtsöffnung sich erstreckenden, schwach eingeschnittenen Hauptstämmen, die durch mehrfache Quer-

anastomosieren verbunden und bisweilen (ATTEMS) als ein Netz von kommunizierenden Strängen gestaltet sind. Die beiden Keimstöcke erscheinen zylindrisch, keulenförmig (*ge*) oder auch (ATTEMS) kugelig, je nach dem Kontraktionszustande. Meist liegen sie so, wie in Fig. 1, der rechte von dem am Beginne des Schwanzteiles angebrachten Geschlechtsporus (*gö*) nach vorn, der linke (*ge*) nach hinten abgehend. Die neben und hinter dem Pharynx liegenden Hoden (*te*) sind kurze längsovale Schläuche, die aus der Mitte ihrer medialen Seite die Vasa deferentia (*vd*) entsenden. Letztere münden nach kurzem Verlaufe gemeinsam in die vordere konvexe Wand der halbmondförmigen Samenblase (Fig. 1 und 2 *vs*), deren Gestalt für die vorliegende Art außerordentlich charakteristisch ist. Die Samenblase mündet mittels eines engen Kanals (Fig. 2 *ca*) in eine zweite, längsovale, mit einer starken Muscularis versehene Blase (*vg*). Obgleich sich ein großes Büschel von accessorischen Drüsen (*kd*) in der Umgebung der Vasa deferentia in die Samenblase öffnet, enthält diese doch bloß Spermatozoen und das Sekret sowohl dieser Drüsen (*kd*), wie auch derjenigen (*kd*), welche in die zweite Blase einmünden, häuft sich bloß in letzterer zu Sekretsträngen an, die nur einen engen zentralen Kanal für den Durchgang des Sperma frei lassen. Diese zweite Blase wird demnach als Vesicula granulorum (*vg*) zu bezeichnen sein. Ihre Spitze trägt ein an seiner Basis erweitertes Chitinrohr, den Penis (*pe*). Derselbe erscheint meist als schlanker gerader Trichter, doch ist die Spitze bisweilen (bei ATTEMS und an einem Exemplare von *Lesina*) fast rechtwinklig abgebogen und an dem in Sewastopol gefundenen Exemplare (Fig. 2) fand sich die Penisspitze erweitert und durch einen ventralen Einschnitt zur Halbrinne umgestaltet.

Schon bei meiner ersten Untersuchung ist mir die Mächtigkeit des Atrium genitale aufgefallen. Doch ist die große Blase, welche ich damals so bezeichnete (l. c., tab. VI, fig. 32 *at*), nicht in ihrer Totalität als Atrium commune aufzufassen. Wenn sie, statt (wie dort) kugelig kontrahiert, in ihrer normalen Lage zur Anschauung kommt, so sieht man, daß sie einen langen dickwandigen, häufig durch Kontraktion der Ringmuskelfasern quer-eingeschnittenen, zylindrischen Kanal darstellt, der in seinem vorderen Teile (Fig. 2 *ge*) als männlicher Genitalkanal dient und erst von der Einmündung der Bursa seminalis an als Atrium commune (*ag*) angesprochen werden kann. Während der erstere verhältnismäßig dünnwandig ist, wird das Atrium dadurch, daß es von ringsumher das Kornsekret der Atriumdrüsen (Fig. 1 *ad* — hier nur zum Teil eingezeichnet) aufnimmt, welches

in zylindrischen Massen die Wandung durchsetzt, außerordentlich dickwandig. Die Gestalt dieses Teiles des Geschlechtsapparates schwankt sehr und zweifellos ist die wechselnde Lage der Copulationsorgane zum Teil auch durch die wechselnden Kontraktionszustände des Atrium bedingt.

Die mittels eines dünnen Stieles in das Atrium einmündende Bursa seminalis (Fig. 1 *bs*) ist sehr merkwürdig gebaut. Sie besteht nämlich bei allen von mir untersuchten Individuen aus drei Abschnitten<sup>1</sup>: einem distalen birnförmigen ausführenden Teile (Fig. 1 und 2 *bs*), einer kugeligen Blase (*bs*) und einer, das blinde Ende des ganzen Organs bildenden, kleinen querovalen oder halbkugeligen Haube (*bs*<sub>„</sub>). Der ausführende Teil enthält bloß Sperma und ist im kontrahierten Zustande (Fig. 2) von der kugeligen Blase bloß durch eine Einschnürung, im nichtkontrahierten (Fig. 3) jedoch durch einen engeren Zwischenkanal geschieden. Die Blase enthält in ihrem proximalen Teil eine Auskleidung von Kornsecret-Strängen, und innerhalb dieser Sperma, während die Haube bald ganz leer erscheint, bald aber kleine Kornsecrethäufchen enthält. Haube und Blase kommunizieren durch eine weite Öffnung miteinander. Welche besonderen Funktionen dieser morphologischen Komplikation entsprechen, läßt sich heute nicht sagen. ATTEMS bezeichnet den ausführenden Teil (*bs*) als Receptaculum seminis, die Blase (*bs*) jedoch als Bursa seminalis.

Wie die weiblichen Geschlechtsdrüsen ausmünden, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Sowohl die Keimstöcke, wie die beiden Dottergänge konvergieren nach jener Stelle, an welcher die Bursa seminalis in das Atrium mündet (Fig. 1, vgl. auch Fig. 3). Von einem stark gequetschten Präparate notierte ich die beiden an den ausführenden Abschnitt der Bursa herantretenden Gänge, welche in Fig. 2 mit *dc* bezeichnet sind und vielleicht Ductus communes der weiblichen Drüsen darstellen. Jedoch sind diese Befunde unsicher.

Die reifen Spermatozoen (Fig. 4) stellen Fäden von 0,17 mm Länge dar, welche, am Hinterende rasch zugespitzt, am vorderen fein ausgezogen und mit zwei Nebengeißeln versehen sind, die von der Stelle abgehen wo das Vorderende sich zu verfeinern beginnt.

Nach PEREYASLAWZEWA'S Angabe<sup>1</sup> scheint die Eibildung in dem von mir als Bursa seminalis bezeichneten Organ — vielleicht im

<sup>1</sup> Dieselben scheinen auch von PEREYASLAWZEWA gesehen worden zu sein, wie aus folgender Stelle (l. c., p. 251) hervorgeht: »A gauche, quelque peu au dessus de l'ouverture sexuelle, se trouve l'organe sexuelle féminin composé d'un gros sac à trois bandoulières et aux parois épaisses, renfermant un œuf au fond«.



ausführenden Teile desselben? — stattzufinden. A priori erschiene allerdings das weite Atrium genitale commune dafür besonders geeignet.

### **Typhloplaninae**

(Subfam. *Eumesostomina* Graff; *Eumesostominae* Luther).

Typhloplanidae mit einem Germarium und zwei Vitellarien sowie zwei, meist kompakten und langgestreckten Hoden. Die (meist vorhandenen) weiblichen Hilfsapparate bestehen aus Bursa copulatrix und Receptaculum seminis oder einer Bursa seminalis.

Diese Unterfamilie war bisher bloß durch Süßwasserformen vertreten und die erste marine Art derselben ist die in folgendem zu beschreibende.

Die wichtige Rolle, welche in LUTHERS Einteilung der *Typhloplaninae* der Bau des Excretionsapparates spielt, scheint für die Systematik zur Folge zu haben, daß die Mehrzahl der bisher beschriebenen Arten in keine der aufgestellten Gattungen eingereiht werden kann. Indessen lehrt schon die von LUTHER gegebene Bestimmungstabelle (l. c., S. 146), daß mit den vom Excretionsapparate genommenen Charakteren stets auch andre, leichter zu beobachtende und daher bei einer größeren Anzahl von Arten bekannte Merkmale kombiniert sind. In der systematischen Praxis werden dort, wo über den Excretionsapparat nichts bekannt ist, jene andern Merkmale für die generische Gruppierung entscheiden, wobei allerdings der Gattungsdiagnose eine Bemerkung folgen muß, aus der ersichtlich ist, für welche Arten alle und für welche nur ein bestimmter Teil der in der Diagnose enthaltenen Merkmale sicher gestellt sind.

#### **Olisthanella iphigeniae** n. sp. Taf. II, Fig. 12—16.

Im Sande vor dem St. Georgskloster bei Sewastopol war diese Form zu Hunderten zu finden. Ihre Länge erreicht höchstens 1 mm und die größte Breite des schlanken Körpers (Fig. 12) beträgt im gestreckten Zustande kaum  $\frac{1}{5}$  der Länge. Dorsal gewölbt, ventral flach, erscheint das Tier sehr durchsichtig und farblos bis auf den leicht gelblichen Ton des Darmes. Beide Enden sind allmählich verjüngt und stumpf, das vordere bisweilen fast quer abgestutzt. Zahlreiche Stäbchenzellen des Vorderkörpers und namentlich zwei, hinter dem Gehirn gelegene, Trauben von solchen (*rhz.*) entsenden Straßen von scharfspitzigen spindelförmigen Rhabditen (Fig. 13 a)

zum Vorderende, welche (*rh*,) dieses und besonders die Seiten der vor dem Gehirn gelegenen Partie dicht besetzen und hier vielfach über die Hautoberfläche vorragen. Diese bis  $24\ \mu$  langen Rhabditen sind nur in der Haut des ersten Körperdrittels zu finden und ihre Hauptstraßen laufen zwischen den Augen über die Mitte des Gehirns nach vorn. Im Gegensatz dazu sind die kleinen (*rh*) über den ganzen Körper in Gruppen zu 2—3 verteilt. Sie erscheinen an beiden Enden gleichmäßig abgestumpft und finden sich in zwei Formen, als schlankere, bis  $8\ \mu$  lange (*b*) und als etwas dickere, höchstens  $4\ \mu$  lange (*c*) Stäbchen. Die hintere Körperspitze enthält Klebzellen, die aber nur im Moment der Anheftung sichtbar werden. Das Gehirn (*g*) gliedert sich deutlich in zwei vordere und zwei hintere, allmählich zu den beiden Längsnerven verjüngte Ganglien. Ersteren sitzen die Augen (*au*) auf, jedes aus einem kleinen schwarzen, meist nierenförmigen Pigmentbecher bestehend, dessen laterale Seite 2—3 glänzende Linsen trägt. Im gestreckten Tiere sind die Augen voneinander ebensoweit entfernt, wie vom Seitenrande.

Der Pharynx (*ph*) ist verhältnismäßig groß und der Mund gehört dem Beginne des letzten Drittels an, während der Darm (*da*) gleich hinter dem Gehirn beginnt und bis nahe an das Hinterende reicht. Seitlich wird der Darm von den Dotterstöcken und den im Querschnitte ventral von letzteren liegenden Hoden und Vasa deferentia eingengt. Die Hoden sind klein und birnförmig. Sie finden sich jederseits hinter dem Gehirn (Fig. 12 *te*) und verschmälern sich hinten rasch zu den Vasa deferentia (*vd*), welche hinter dem Pharynx zu falschen Samenblasen (*vd*,) anschwellen und dann konvergieren, um gemeinsam in das blinde Ende der ovalen, muskulösen Vesicula seminalis (*vs*) einzumünden. In der Samenblase liegen neben dem Sperma Stränge eines glänzenden Kornsekretes, welches von den großen birnförmigen Drüsen (*kd* und *kd*,) geliefert wird, die in der Umgebung der Vasa deferentia zur Samenblase herangehen. Von dem distalen Teile der letzteren zieht der muskulöse, bisweilen mit ringförmigen Einschnürungen versehene männliche Genitalkanal (*am*) gegen die unweit des Hinterendes gelegene Geschlechtsöffnung (*gö*). In diesen Genitalkanal ragt der chitinöse Penis (*pe*) herein. Derselbe ist länger als die Samenblase (meist etwa  $60\ \mu$ ) und hat in der Regel die in Fig. 12 gezeichnete Gestalt eines, am freien Ende mit einer rechtwinklig abgebogenen, scharfen Spitze versehenen Hakens. Doch ist der Stiel des Hakens nicht immer gerade und auch die Form der Spitze variiert. Auch löst sich bei stärkerer Vergrößerung die Spitze

bisweilen in zwei Zinken auf (Fig. 14 *A*), während die Basis des Stieles stets trichter- oder schüsselförmig erweitert erscheint. Die auffallendste Varietät war die in Fig. 14 *B* dargestellte, sowohl durch die frühzeitige Abbiegung des distalen Teiles, die Abknickung der Spitze der beiden Zinken (*b*) sowie die höckerige Beschaffenheit des basalen Trichters (*a*). Das rings umher Drüsen (*ad*) aufnehmende Atrium commune ist hier sehr klein, indem es sich kurz vor der Geschlechtsöffnung in den männlichen Genitalkanal (*am*) und den gleichfalls muskulösen unpaaren weiblichen Ductus communis (*dc*) gabelt. Dieser letztere spaltet sich alsbald in den medialen sehr dünnwandigen Vitelloduct (*vid*) und den lateralen, weiten, die muskulöse Beschaffenheit beibehaltenden Germiduct (*ged*), der mit dem keulenförmigen Keimstock (*ge*) endet. Im Grunde des Germiducts sah ich häufig einen Spermaaballen und bisweilen erschien der denselben beherbergende Teil sowohl gegen den Keimstock, wie auch distal gegen den Rest des Germiducts durch Einschnürungen als rundliches Receptaculum seminis (*rs*) abgesetzt. Dicht hinter dem Pharynx vereinigen sich die beiden Vitellarien (*vi*) zum gemeinsamen Dottergang (*vid*). Im übrigen erscheinen die Dotterstöcke langgestreckt und schwach eingeschnitten und nur an kontrahierten Exemplaren markieren sich die Einschnitte so stark, daß der Dotterstock aus zahlreichen Läppchen zusammengesetzt erscheint (Fig. 15).

Legereife Eier habe ich nicht gesehen, ebensowenig einen Uterus. Ich muß also das Vorhandensein eines solchen dahingestellt sein lassen. Dagegen scheint mir das Fehlen einer Bursa copulatrix festzustehen. Die reifen Spermatozoen (Fig. 16) sind 0,12—0,16 mm lange Fäden, deren vordere längere Partie dicker und rasch zugespitzt ist, während das letzte Drittel in eine äußerst feine Geißel ausgezogen erscheint.

Die Excretionsorgane habe ich nicht beobachtet und wahrscheinlich nur deshalb übersehen, weil ich, im Überflusse des Materials an mannigfaltigen Formen, keine Aufmerksamkeit der zeitraubenden Untersuchung dieses Organsystems widmete, was ich jetzt doppelt bedaure, nachdem dasselbe von LUTHER (l. c.) für die Einteilung der »*Eumesostomina*« so hervorragend verwendet worden ist. Indessen glaube ich auch ohne Kenntnis des Excretionsapparates berechtigt zu sein, nach der Lage des Mundes und des Genitalporus die vorliegende Species dem Genus *Olisthanella* zuzuteilen.

Der Darm dieses Tieres enthält meistens monocystide Gregarinen, bisweilen zu Hunderten und von ovaler Gestalt und sehr wechselnder

Größe (Längsdurchmesser 16—48  $\mu$ ). Manchmal enthielt der Darm — wahrscheinlich als Fraßobjekte — Nematoden, die 3—4 mal so lang waren, als das Tier selbst.

### **Byrsophlebidae nov. fam.**

(Subfam. *Byrsophlebina* Graff).

Rhabdocoela, deren Vorderende weder unbewimpert noch in einen Scheidenrüssel umgewandelt ist. Mit rosettenförmigem Pharynx, ventralem Mund und zwei Geschlechtsöffnungen, die männliche vor der weiblichen gelegen. Mit getrennten Germarien und Vitellarien sowie mit paarigen, kompakten Hoden versehen. Wimpergrübchen und Statocysten fehlen.

Unter diese Familiendiagnose fällt auch die bisher als *Promesostoma agile* (Levins.) beschriebene Form. Dieselbe besitzt einen netzartigen Dotterstock und zwei Keimstöcke, zeigt also große Übereinstimmung mit *Byrsophlebs intermedia* Graff, welche gleichfalls stets einen netzartigen Dotterstock, dagegen bald einen bald zwei Keimstöcke aufweist. Bei beiden Arten fehlt es an einem mit dem Keimstocke verbundenen Receptaculum seminis. Die dritte zu dieser Familie gehörige Art, *Byrsophlebs graffii* Jens. besitzt einen mit dem Receptaculum seminis verbundenen Keimstock nebst zwei getrennten Dotterstöcken, dazu ferner einen Verbindungsgang zwischen Bursa copulatrix und Receptaculum seminis, der an die von LUTHER<sup>1</sup> bei *Bothromesostoma* beobachteten Verhältnisse erinnert. Die letzte in Betracht kommende Art, der von mir<sup>2</sup> zu *Byrsophlebs* gezogene *Typhlorhynchus nanus* Laidlaw<sup>3</sup> entbehrt mit den Eingangs erwähnten beiden Arten dieses Verbindungsganges, besitzt aber die Kombination von Keimstock und Receptaculum seminis sowie überdies eine Anzahl von Eigentümlichkeiten (rüsselartiger Vorderkörper, Pharyngealzellensack, Saugscheibe des Hinterendes), welche in dem Augenblicke zur Aufstellung einer selbständigen Gattung ausreichend erscheinen, als eine generische Trennung der, zwar nur wenigen, aber durch wichtige anatomische Charaktere unterschiedenen Arten der Familie *Byrsophlebidae* ins Auge gefaßt wird, wie ich sie hiermit vorschlage.

<sup>1</sup> l. c., S. 114.

<sup>2</sup> Turbell. als Paras. u. Wirte, S. 1—8. tab. III, fig. 1—24.

<sup>3</sup> F. F. LAIDLAW, *Typhlorhynchus nanus*: a New Rhabdocoele. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 45. N. S., London 1902. p. 637—652. tab. 35.

1. Genus *Maehrenthalia* nov. gen.: Byrsophlebidæ mit einem netzartigen Vitellarium und zwei Germarien. Ohne Verbindungsgang zwischen Bursa copulatrix und Receptaculum seminis.

Mit den Arten *M. agilis* (Levins.) und *M. intermedia* (Graff).

2. Genus *Byrsophlebs* Jens.: Byrsophlebidæ mit zwei Vitellarien und einem Germarium. Mit Verbindungsgang zwischen Bursa copulatrix und Receptaculum seminis.

Einzige Art *B. graffii* Jens.

3. Genus *Typhlorhynchus* Laidlaw: Byrsophlebidæ mit zwei Vitellarien und einem Germarium. Ohne Verbindungsgang zwischen Bursa copulatrix und Receptaculum seminis.

Der präorale Teil des Körpers ein weit ausstreckbarer Tastapparat, Hinterende mit Haftscheibe. Einzige Art *T. nanus* Laidlaw.

### ***Maehrenthalia agilis* (Levins.). Taf. III, Fig. 5—8.**

Diese Art hat LEVENSEN<sup>1</sup> bei Egedesminde (Grönland) entdeckt und als *Mesostomum agile* beschrieben. Von mir zu *Promesostoma* gestellt<sup>2</sup> wurde sie später von SABUSSOW<sup>3</sup> im Weißen Meere (Solowetzkiinseln), GAMBLE<sup>4</sup> im Plymouth Sound und JAMESON<sup>5</sup> in Port Erin (Insel Man) aufgefunden. Ich selbst erbeutete ein Exemplar in Jekaterinhafen und zwei in Bergen (je eines am Damsgaard und bei Strudshavn auf Follesö).

Wenn ich die Untersuchungen LEVENSENS und GAMBLES mit den eignen Befunden vergleiche, so wird mir klar, daß die von den meinigen namentlich in bezug auf die Lage der Organe im Körper abweichenden Befunde der genannten Autoren hauptsächlich durch außerordentliche Kontraktilität des Körpers und die große Verschiebbarkeit der Organe bedingt sind. Im ruhigen Kriechen (Fig. 5) ist der Körper des Tieres schlank gestreckt, in der Körpermitte nicht

<sup>1</sup> l. c., p. 174. tab. III, fig. 5.

<sup>2</sup> Monogr. Turbell. I. S. 274.

<sup>3</sup> l. c., p. 21 u. 183.

<sup>4</sup> F. W. GAMBLE, Contributions to a knowledge of British Marine Turbellaria. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXXIV. N. S. London 1893. p. 454. tab. XL, fig. 14.

<sup>5</sup> l. c., p. 166.

viel über ein Fünftel so breit als lang, nach beiden Enden allmählich verschmälert, wobei aber das vordere quer abgestutzt, das hintere stumpf zugespitzt erscheint. Diese schlanke Gestalt des kriechenden Tieres geht bei Kontraktion rasch in Ei- oder Kugelform über. Die Haut enthält große Mengen kleiner 4—9  $\mu$  langer Rhabditen, deren Verteilungsart in Fig. 6 dargestellt ist. Die kleinsten sind eiförmig, die größten haben die Gestalt von beiderseits stumpfen Stäbchen.

Die Farbe, ein helles Rotbraun, wird durch unregelmäßige Häufchen körnigen Mesenchympigments (Fig. 5 *pi*) hervorgebracht, das dicht unter dem Integument liegt. Mund und Pharynx (*ph*) liegen ziemlich genau in der Körpermitte, der weite Darm erstreckt sich vom Gehirn (*g*) bis zur weiblichen Geschlechtsöffnung ( $\text{♀}$ ) und ist bisweilen durch seinen Inhalt ebenfalls rötlich gefärbt (GAMBLE). Die beiden Augen (*au*) sind voneinander doppelt so weit entfernt, als vom Seitenrande und bestehen aus je einem kegelförmigen, schief nach vorn und außen gerichteten rotbraunen Pigmentbecher, dessen breites Vorderende eine Linse trägt. Der Dotterstock (*vi*) besteht aus zwei zylindrischen seitlichen Strängen, die kurze Divertikel abgeben und miteinander zwischen Gehirn und Pharynx durch drei, hinter dem Pharynx noch durch eine vierte Queranastomose kommunizieren, worauf sie gerade nach hinten zu dem, das letzte Siebentel des Körpers einnehmenden weiblichen Copulationsapparat ziehen. Unterhalb dieser hinteren Portionen des netzartigen Dotterstockes liegen die außerordentlich großen keulenförmigen Keimstöcke (*ge*), vorn etwas hinter dem Pharynx beginnend und gegen das Antrum femininum zu feinen Ausführungsgängen (*ged*) verschmälert, welche wahrscheinlich als Ductus communes aufzufassen sind. Das Antrum ist ein weiter Sack, von welchem nach vorn zwei Divertikel ausgehen: ein kürzeres keulenförmiges, wahrscheinlich als Bursa copulatrix dienendes (*bc*), und ein kugeliges, mit einem langen Stiele versehenes (*rs*), welches ich als Receptaculum seminis anspreche. Die beiden Hoden (*te*) sind langgestreckte Säcke, die vorn in gleicher Höhe mit dem Dotterstocke keulenförmig angeschwollen beginnen, aber sich bald mit ihrem hinteren Ende zu den Vasa deferentia (*vd*) verschmälern. Letztere zeigen hinter dem Pharynx, kurz vor der Einmündung in die Samenblase, kugelige Anschwellungen (*vd*<sub>1</sub>), die für diese Species charakteristisch zu sein scheinen, da sie von allen Beobachtern in gleicher Weise beschrieben werden. Das männliche Copulationsorgan erscheint birnförmig gestaltet, indem sich unmittelbar

an die kugelige Samenblase (*vs*) der chitinöse Penis ansetzt. Bei einem Exemplare (Fig. 7) fand ich die Samenblase gestreckt und konnte hier den spiralen Verlauf der Muskeln ihrer Wandung deutlich erkennen. Der Penis hat die Form eines langgestreckten Trichters, dessen verjüngte Spitze mehr oder weniger stark gekrümmt ist (Fig. 5, 7, 8).

LEVINSEN gibt an, daß die Samenblase auch Kornsecret einschließe, es dürften daher auch hier die allverbreiteten Körnerdrüsen vorhanden sein. Das von diesem Autor ebenso wie von JAMESON erwähnte »Receptaculum« dürfte dem von mir als Bursa copulatrix beschriebenen Organ entsprechen, während die Bedeutung der von GAMBLE gezeichneten Anhänge — der »granules-gland« *kd* und des zwischen den beiden Keimstöcken eingetragenen, aber im Texte nicht weiter erwähnten Divertikels — zweifelhaft ist. Die Duplizität der Keimstöcke wurde zuerst von GAMBLE erkannt, doch hat er nur die vorderste, schon von LEVINSEN gesehene Dotterstockskommissur gesehen. Die weibliche Geschlechtsöffnung war bei dem von GAMBLE beschriebenen Individuum durch starke Kontraktion des Körpers weit nach vorn verschoben, weshalb er den Genitalporus »halfway between the pharynx and the posterior end« und die Keimgänge nach vorn gerichtet vorfand. Die männliche Geschlechtsöffnung hat keiner der früheren Autoren gesehen; in meinen Notizen ist sie als »ein Stück hinter dem Pharynx gelegen« bezeichnet, aber in den Skizzen nicht eingetragen. Nach der Lage des Penis ist aber an der Richtigkeit dieser Notiz nicht zu zweifeln.

### **Astrotorhynchidae nov. fam.**

(Subfam. *Pseudorhynchina* Graff).

Rhabdocoela, deren Vorderende zu einem, des Muskelzapfens und der präformierten Scheide entbehrenden unbewimperten Tastrüssel umgestaltet ist. Mit rosettenförmigem Pharynx, ventralem Mund und einer einzigen Geschlechtsöffnung. Mit paarigen Germarien und von denselben getrennten Vitellarien, sowie paarigen kompakten Hoden. Wimpergrübchen und Statocysten fehlen.

Das einzige Genus *Astrotorhynchus* (*Pseudorhynchus* Graff)<sup>1</sup> hat zwei vom netzartigen Vitellarium getrennte Germarien, zwei

<sup>1</sup> Der frühere Name *Pseudorhynchus* war schon 1839 von J. G. ANDINET SERVILLE (Orth. p. 509) für eine Locustideengattung vergeben (v. MAEHRENTHAL).

kompakte, kleine, rundliche Hoden und ein männliches Copulationsorgan, in welchem Samenblase und Secretbehälter nicht getrennt sind.

Da in der Organisation der von ULJANIN beschriebenen *Vera taurica*<sup>1</sup> so vieles noch zweifelhaft ist, daß sie in keine der jetzt schärfer umschriebenen Familien eingereiht werden kann, so wird vorliegende Familie bloß durch eine einzige Species repräsentiert.

Die Abtrennung dieser, von mir früher mit den Scheidenrüßlern vereinigten Form, ist schon im Interesse einer schärferen Umgrenzung der Subsectio *Kalyptorhynchia* (s. oben S. 71) geboten. Der Bau ihres nackten Rüssels scheidet sie sowohl von diesen als auch von den Proxenetinae, denen sie im übrigen (besonders auch durch den Besitz sowohl adenaler als dermaler Stäbchen) nahesteht, wie denn ihr erster Entdecker sie als ein *Mesostomum* beschrieben hat.

#### **Astrotorhynchus bifidus** (M'Int.). Taf. V, Fig. 1—5.

Ich teile diese Species in zwei Subspecies, je nach der Form des Penis: die typische, *A. bifidus bifidus*, mit dem bestachelten, von mir im I. Bande meiner Monographie (tab. IX, fig. 4) abgebildeten Penis und *A. bifidus regulatus* (nom. nov.), auf welche sich fig. 5 bezieht. Bei Sartorö habe ich zahlreiche Exemplare der ersteren gefunden und dieselben zur Herstellung von Präparaten benutzt, um vor allem näheren Anschluß über den Bau des Rüssels zu gewinnen.

Der Medianschnitt (Fig. 1) zeigt, daß der — wie häufig im Leben so auch hier — eingezogene Rüssel (*R*) keinen Muskelzapfen und keine langen Retractoren besitzt, dagegen durch einen Kranz sehr kräftiger, in der Höhe des Gehirns von der Leibeswand entspringender, kurzer Retractoren (*Rr*) versorgt wird. Die Spitze des, der Cilien entbehrenden, Rüssels wird besetzt von einem Büschel zarter Drüsen (*std*) und an der ganzen Fläche des Rüssels wie auch an dem, seine Basis umgebenden Teile des bewimperten Integumentes münden massenhafte Rhabditendrüsen (*rhd*) aus und erfüllen das Epithel des Vorderendes mit spindelförmigen, scharf zugespitzten (Fig. 5 *rh*) Rhabditen von 8  $\mu$  Länge. Auch das, ein Büschel von Schwanzdrüsen (*sd*) enthaltende, Hinterende umschließt viele solche große Rhabditendrüsen (*rhd*), während auf Rücken und Bauch die großen Rhabditen nur spärlich gefunden werden. Auffallend ist die Differenz im Bau des Integumentes der beiden Körperflächen. Der ganze Bauch und der

<sup>1</sup> l. c., p. 10. tab. V, fig. 9. — in GRAFF, Monogr. Turbell. I. S. 318, als *Pseudorhynchus? tauricus* angeführt.



Rüssel tragen ein solid plasmatisches und daher violett tingiertes Epithel mit senkrecht zur Oberfläche gestellten ovalen Kernen. Die sehr deutlich voneinander abgegrenzten und stellenweise auseinanderfallenden ventralen Epithelzellen (Fig. 5 *ep*) haben fast kubische Gestalt (8  $\mu$  Breite, 10  $\mu$  Höhe) und sind mit einem kaum 1  $\mu$  breiten Saum versehen, der sich aus kleinsten dunkelrot gefärbten, dichtgedrängten dermalen<sup>1</sup> Rhabditen zusammensetzt. Ein dichter Pelz kräftiger, 5  $\mu$  langer Cilien überzieht die Ventralfläche. Im Rüsselteile sind die Epithelzellen etwas höher und kaum halb so breit wie am Bauche. An den Übergangsstellen dieses Epithels zum dorsalen sind anfangs ebenfalls zahlreiche vertikal gestellte Kerne enthalten, aber bald nimmt die Höhe des Epithels bis auf 4  $\mu$  ab, das Plasma seiner Zellen wird vacuolisiert und indem nur die Basis des Epithels in der Umgebung der hier (Fig. 1 und 4 *dep*) horizontal liegenden Kerne etwas dichteres Plasma enthält, erscheint das dorsale Epithel ganz hell. Die Cilien desselben sind sehr schütter gestellt, äußerst fein und nur halb so hoch wie am Bauche. Ganz dasselbe Verhalten zeigt der Hautmuskelschlauch. Eine feine, granulierte Basalmembran (Fig. 5 *bmi*) umzieht den ganzen Körper und verschwindet nur an der Rüsselspitze; sie nimmt in Hämatoxylin-Eosin eine dunkelblaue Farbe an. Ventral sieht man auch zahlreiche schlanke Schleimdrüsen (*dr*) mit cyanophilem Sekret ausmünden. Das Gehirn (*g*), der Pharynx (*ph*) und der weite Darm (*da*) bieten keine Besonderheit; auch hier ist ein durch die abweichende Beschaffenheit der Epithelzellen (*da*,) vom Reste des Darmes unterschiedener ösophagealer Abschnitt angedeutet.

Der Eingang in das Atrium genitale (*gö*) ist durch einen kräftigen Sphincter markiert und von ringsumher münden in dasselbe die, ein grobkörniges, erythrophiles Secret enthaltenden Atriumdrüsen (*ad*). Von oben her öffnet sich die, mit einer außerordentlich dicken Muskelwand und einer Chitinauskleidung versehene Bursa seminalis (*bs*) in das Atrium und vor ihr das Copulationsorgan. An diesem fällt die außerordentliche Dicke und die Art der Anordnung der Ringmuskulatur auf, welche nämlich nicht eine kontinuierliche Schicht darstellt, sondern in Spiralleisten (*pen*) vorspringend, eine Schraubennutter für den chitinösen Penis (*ch*) bildet. Der netzartige Dotterstock (*vi*, *vi*,) mündet auf jeder Seite hinter dem Atrium durch einen Vitelloduct (*vi*) mit dem Germiduct zu einem Ductus communis (*dc*) zusammen und diese beiden treten von rechts und links gesondert in

<sup>1</sup> Im Sinne von A. LUTHER, Die Eumesostominen. Diese Zeitschrift. Bd. LXXVII. 1904. S. 10.

das Atrium ein. Die glückliche Schnittführung meiner Präparate gestattet mir auch, etwas über den Bau des Auges zu berichten. Die Schnittserie, welcher Fig. 2 und 3 entnommen sind, zerlegte jedes der beiden Augen in drei 5  $\mu$  dicke Schnitte: einen inneren, bloß die Wand des Pigmentbechers treffenden, dann einen durch die Mitte des Auges (Fig. 3) und einen äußeren, der die Mündung des Pigmentbechers und den großen Sehkolben mit seinem Stiel (Fig. 2 *rka*) enthielt. Der große Kolben erscheint kugelig, bei einem Durchmesser von 24  $\mu$  und besteht aus einer als Kugelschale ausgebildeten Endplatte feiner Stiften (*rks*), die an jene von *Euplanaria gonocephala*<sup>1</sup> erinnern, aber ähnlich wie bei *Placocephalus javanus*<sup>2</sup> gegen die kugelige Verbreiterung des Kolbenstieles (*rkst*) konvergieren, welche wahrscheinlich wie dort aus Stäbchen aufgebaut ist. Zwischen letztere und den Kolbenstiel ist auch hier eine, aus feinen Zwischenstücken bestehende, helle Schicht (*rks*) eingeschaltet. Die Mündung des aus einer Zelle (deren Kern bei *rpk* sichtbar ist) bestehenden Pigmentbechers ist nach außen und unten gekehrt. Der mittlere Schnitt (Fig. 3) zeigt außer dem großen Sehkolben (I) noch zwei bedeutend kleinere, je einen vor (III) und hinter (II) dem großen Sehkolben, an denen aber weder von der hellen Stäbchenkugel noch von ihrem Stiel etwas zu sehen ist. In dieser Region mißt der größte (sagittale) Durchmesser des Pigmentbechers 52  $\mu$ .

Schließlich sei erwähnt, daß in der Umgebung des Darmes eine kräftige Ausbildung der dorsoventralen Muskulatur zu bemerken ist, die im Medianschnitte allerdings bloß in der Schwanzregion auffällt (Fig. 1 *dvm*). Die Spermatozoen sind sehr feine Fäden von 0,24 bis 0,28 mm Länge.

### Dalyelliidae

(*Vorticidae*)<sup>3</sup>.

Nachdem ich vor kurzem<sup>4</sup> meine bisherige Einteilung dieser Familie aufgegeben und auf die zwischen den freilebenden und para-

<sup>1</sup> R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. Diese Zeitschrift. LXII. Bd. 1897. S. 542. tab. XXVIII, fig. 19.

<sup>2</sup> L. v. GRAFF, Monogr. Turbell. II. S. 142. tab. XXXVII, fig. 3–6.

<sup>3</sup> Der nach SHERBORN (Index animalium. I. Cantabrigiae 1902) schon 1797 anderweitig vergebene Name *Vortex* muß auch aus Prioritätsrücksichten durch den Namen *Dalyellia* ersetzt werden, welcher zuerst von J. FLEMING 1822 für *Planaria graminea* Dalyell 1814 (= *Hirudo viridis* G. Shaw 1791 = *Hypostomum viride* O. Schm. 1848 = *Vortex viridis* M. Schultze 1851) angewendet wurde (v. MAEHRENTHAL).

<sup>4</sup> Turbell. als Paras. u. Wirte. S. 30.

sitischen Gattungen bestehenden Verwandtschaftsverhältnisse kurz hingewiesen habe, beantrage ich heute, die mit paarigen Germarien versehenen Gattungen *Vejdovskja*<sup>1</sup>, *Provortex*, *Graffilla*, *Syndesmis* und *Collastoma* als Subfamilie *Graffillinae*<sup>2</sup> abzutrennen von den, zur Subfamilie *Dalyelliinae* zu vereinenden, mit bloß einem Germarium versehenen Gattungen *Dalyellia* (*Vortex*), *Didymorchis*, *Jensenia*, *Phaenocora*<sup>3</sup>, *Anoplodium* und *Opistomum*.

Da ich über die zahlreichen parasitischen Vertreter dieser Familie schon berichtet habe, die freilebenden aber zum größten Teile im Süßwasser leben, so werden im folgenden nur einige Beiträge zur Kenntnis schon bekannter Arten zu geben sein.

***Provortex balticus* (M. Schultze). Taf. VI, Fig. 13—15.**

Diese an den nordeuropäischen Küsten weitverbreitete Form habe ich bei Bergen (Damsgaard, Follesö) u. z. einmal die makropharyngeale und zweimal die mikropharyngeale Varietät, viel häufiger jedoch bei Alexandrowsk gefunden, wo sie sehr gemein ist, namentlich im brackischen Wasser nächst der Biologischen Station. In bezug auf den Pharynx finden sich an letzterer Lokalität alle Übergänge zwischen den extremen Größen desselben, desgleichen fand ich neben sehr stark sepiabraun pigmentierten Exemplaren solche mit gelblichbräunlichem reticulären Pigment und einzelne des Parenchypigments gänzlich entbehrende Individuen, wie sie JAMESON<sup>4</sup> von Port Erin erwähnt.

Die Dotterstücke erscheinen bisweilen tief eingeschnitten, mit fast geweihartigen Nebenästen versehen, das Atrium genitale kann sich als ein Trichter nach außen vorstülpen, das Hinterende des Körpers ist mit Haftpapillen besetzt. Zu den schon bekannten Varianten der Penisform habe ich in Fig. 13—15 einige weitere von Alexandrowsk abgebildet. Fig. 13 erinnert an fig. 6 meiner Monogr. Turbell. I. tab. XIII, doch ist der Endhaken *c* auffallend lang, Fig. 14

<sup>1</sup> An Stelle des 1876 schon an ein Protozoen-Genus vergebenen Namens *Schultzia* (v. MAEHRENTHAL).

<sup>2</sup> Nach dem ältesten Genus *Graffilla* Iher.

<sup>3</sup> Statt des DUGÈSSchen Namens *Derostoma*, nachdem die bis heute so benannte Gattung keine einzige von den Arten enthält, mit denen sie 1828 begründet wurde. Als nächstältester kommt der von EHRENBURG 1836 für *Derostoma megalops* eingeführte Gattungsname *Phaenocora* in Betracht (v. MAEHRENTHAL).

<sup>4</sup> H. L. JAMESON, Additional notes on the Turbellaria of the L. M. B. C. District. Trans. L'pool Biol. Soc. Vol. XI. Liverpool 1897. p. 169.

zeigt den Schlitz (*b*) wie in fig. 7, den Haken jedoch anders gestaltet und Fig. 15 ist eine Mittelform zwischen der fig. 3 und den mit Endhaken versehenen Penisformen.

**Jensenia angulata** (Jens.). Taf. VI, Fig. 11—12.

Diese bisher bloß von Bergen<sup>1</sup> und Egedesminde (Grönland)<sup>2</sup> bekannte Art habe ich sowohl im Hafen von Bergen als bei Alexandrowsk (hier nur an dem der Biologischen Station gegenüberliegenden Ufer der Jekaterin-Insel) gefunden.

Zu der Beschreibung JENSENS habe ich zunächst zu bemerken, daß der überaus zarte Körper ganz pigmentlos ist und die von JENSEN gezeichneten schwarzen oder gelben Flecke in der Körpermitte lediglich vom Darminhalte herrühren und daher oft fehlen. In bezug auf den Geschlechtsapparat sei hervorgehoben, daß ich mich an den ganz durchsichtigen Exemplaren von Alexandrowsk davon überzeugen konnte, daß neben den normal mit einem Keimstocke versehenen Individuen auch solche mit zwei Keimstöcken vorkommen. Der Stiel der Bursa seminalis ist von einer längs- und quergefalteten, glänzenden Chitinmembran ausgekleidet und der Copulationsapparat erscheint komplizierter als er bisher dargestellt wurde. Die Chitinteile desselben erinnern an die bei *Dalyellia* (*Vortex*) *viridis* (G. Shaw) vorliegenden Verhältnisse und bestehen aus den schon von JENSEN beobachteten longitudinalen Chitinstäben, die an ihrer Basis (Fig. 11*chb*) verdickt und durch eine feine Querbrücke miteinander verbunden sind. Sie nehmen etwa  $\frac{3}{5}$  der ganzen Länge des chitinösen Apparates ein, während die distalen  $\frac{2}{5}$  von zwei seitlich ausschlagbaren Endästen (*cha*) gebildet werden, an deren Innenfläche je 15—17 fein zugespitzte Stacheln (*chsp*) eingelenkt sind. Median entspringt von der Basis der Endäste ein 32  $\mu$  langes Stilett (*chst*), das bei schwacher Vergrößerung aus einem Stücke zu bestehen scheint, bei starker sich aber in zwei Hälften auflöst, die durch eine bei Druck bis zur Spitze sichtbar werdende Furche getrennt sind. Dieser ganze Apparat nimmt die Ventralseite des Genitalkanals (*gc*) ein und nur an der Basis der Endäste scheint eine dorsale Bogenkommissur die beiden Hälften zu verbinden. Über den distalen Chitinteilen endet der muskulöse Ductus ejaculatorius in Form einer kleinen Papille (*ej*). In bezug auf Samenblase (*rs*), Ductus ejaculatorius (*de*) und die Körnerdrüsen

<sup>1</sup> O. S. JENSEN, l. c., p. 39—41. tab. III, fig. 1—5 (*Vortex angulatus*).

<sup>2</sup> LEVINSEN, l. c., p. 179.

(»glandulae accessoriae«) (*kd*), welche dicht hinter dem Ductus seminalis von der Seite in das muskulöse Copulationsorgan eintreten, habe ich nur das eine zu bemerken, daß das Kornsecret bald in wandständigen, wie ein Epithel angeordneten Massen (*ks*), bald aber in wurstförmigen, longitudinal orientierten Strängen (Fig. 12) angeordnet ist. Was von JENSEN (in seiner fig. 3 *l*) als »organum singulare« bezeichnet wird, ist nichts anderes als der Endteil des Ausführungsganges der Samenblase, dagegen habe ich niemals die Drüsen-säckchen (JENSENS »sacculi« fig. 3 *m*) gesehen, welche in dieses »organum singulare« münden sollen.

### Genostomatidae<sup>1</sup>.

#### *Urastoma cyprinae* (Graff).

Als Nachtrag zu einer früheren Publikation<sup>2</sup> habe ich zu erwähnen, daß sich diese parasitische Form in nächster Umgebung der Biologischen Station Sewastopol in Mießmuscheln nicht selten vorfand.

### Solenopharyngidae.

Rhabdocoela, deren Vorderende weder unbewimpert noch in einen Scheidenrüssel umgewandelt ist. Mit einem sehr langen, von der Ventralfläche des Darmes entspringenden zylindrischen Pharynx (wahrscheinlich Ph. plicatus), ventralem Mund und einer einzigen Geschlechtsöffnung. Mit getrennten Germarien und Vitellarien sowie mit paarigen langgestreckten Hoden. Wimpergrübchen und Statocysten fehlen.

Diese Diagnose paßt auf die typische Art des einzigen Genus *Solenopharynx*, *S. flavidus*, wie ich sie 1882<sup>3</sup> beschrieben habe. Wenn ich damals glaubte, auch den *Prosencephalus pulchellus* Ulj.<sup>4</sup> zu *Solenopharynx* ziehen zu können, so muß ich doch heute die Stellung dieser Form zweifelhaft lassen. Die bis jetzt unverständliche Beschreibung der weiblichen Geschlechtsdrüsen und namentlich die Angabe ULJANINS, daß in der Umgebung des Gehirns getrennte Hodenfollikel vorkommen, lassen es sogar fraglich erscheinen, ob dieselbe überhaupt zu den *Rhabdocoela* gehöre. Und noch fraglicher

<sup>1</sup> Corr. aus *Genostomidae* (v. MAEHRENTHAL).

<sup>2</sup> Turbell. als Paras. u. Wirte. S. 25.

<sup>3</sup> Monogr. Turbell. I. S. 379. tab. XIII, fig. 22—25.

<sup>4</sup> ULJANIN, l. c., p. 26. tab. I, fig. 18—19.

ist die systematische Zugehörigkeit der angeblichen »Larva Prosen-cephali pulchelli?«<sup>1</sup>.

Dagegen habe ich beim St. Georgskloster nächst Sewastopol die von PEREYASLAWZEWA als *Opistoma oculata* beschriebene<sup>2</sup> Art wiedergefunden und darin einen *Solenopharynx* erkannt. Leider genügte das einzige Exemplar nicht, um die ganze Organisation zu eruieren und namentlich die, nur durch Schnittpräparate zu entscheidende Frage zu lösen, ob der Pharynx dieser Familie ein *Ph. variabilis* (als welchen ihn PEREYASLAWZEWA anspricht) oder ein *Ph. plicatus* sei. Bei beiden Arten ist er ein zylindrisches Rohr, das etwa am Ende des ersten Körperdrittels von der Ventralfläche des Darmes entspringt und unter wechselnden Biegungen bis zu der im letzten Drittel liegenden Mundöffnung reicht. In voller Ausstreckung erreicht er fast die Körperlänge, ist also länger als bei irgend einer der Tricladen, mit deren Pharynx er, losgerissen, auch in der Lebensfähigkeit übereinstimmt. Jedenfalls ist der Pharynx nach Form, Größe und Stellung das wichtigste Merkmal dieser Familie, während die vom Geschlechtsapparate genommenen Charaktere noch nicht für beide Arten sicherstehen.

***Solenopharynx oculatus* (Pereyasl.).** Taf. VI, Fig. 8—10.

Mein Exemplar war nicht ganz 1 mm lang, vorn abgerundet, hinten in einen stumpfen Schwanz ausgezogen, von gleichmäßig mattgelber Farbe, welche aber nicht, wie PEREYASLAWZEWA angibt, von einem flüssigen Hauptpigment, sondern von kleinen, die ganze Epithelialschicht erfüllenden Körnchen (Fig. 8 *pi*) hervorgebracht wird. Ähnlich gefärbte Körnchen erfüllen auch den weiten Darm (*da*), doch sind sie hier zu größeren oder kleineren Klumpen verbunden. Im Quetschpräparate erkennt man deutlich das Gehirn (*g*) und die der Vorderfläche desselben ansitzenden breiten Pigmentbecher der Augen (*au*), aus schmutziggelben Körnern zusammengesetzt und je eine Linse (*l*) enthaltend. In durchfallendem Lichte irisiert das Augenpigment, wie schon PEREYASLAWZEWA angibt. Den Pharynx (*ph*) hat PEREYASLAWZEWA offenbar in stark kontrahiertem Zustande gesehen, seine Länge steht jener des Pharynx von *S. flavidus* wenig nach, unterscheidet sich indessen von letzterem durch die, auch bei voller Ausstreckung wahrnehmbare, Anschwellung des freien

<sup>1</sup> ULJANIN, l. c., tab. II, fig. 9.

<sup>2</sup> PEREYASLAWZEWA, l. c., p. 287. tab. VI, fig. 37.

Endes (*ph*), in welchem Streifen einer feinkörnigen Substanz — wahrscheinlich angeschwollene Drüsenausführungsgänge — enthalten sind. Die Geschlechtsöffnung (*gö*) liegt im letzten Sechstel des Körpers. Von weiblichen Geschlechtsdrüsen glaube ich einen Keimstock (*ge*) gesehen zu haben<sup>1</sup>, von Dotterstöcken und Hoden<sup>2</sup> habe ich nichts notiert. Der Copulationsapparat ist sehr ähnlich jenem von *S. flavidus*. Wie dort enthält das ovale Copulationsorgan im blinden Ende eine Samenblase (*vs*), im distalen einen frei in den Genitalkanal (*gc*) hineinragenden zylindrischen, bestachelten Penis (*pe*). Doch sind hier die kleinen hakig gekrümmten und eine kugelige Basalanschwellung besitzenden Stacheln (Fig. 10) in Kreisen angeordnet. Zwischen Samenblase und Penis sah ich zwei kugelige Haufen (*ks*) eines matten und einen etwas größeren Haufens (*ks*) eines stark lichtbrechenden Kornsecretes. Zwischen Penis und Keimstock erstreckt sich vom Atrium nach vorn die langgestielte Bursa seminalis (*bs*). Der auf das Sperma behältnis folgende Teil ihres Ausführungsganges ist zunächst etwas angeschwollen (Fig. 9 *a*) und scheint hier von einer in Längsfältchen (— dieselben sehen wie Stacheln aus —) gelegten Chitinmembran ausgekleidet zu sein, während im distalen Teile (*b*) zwei sich kreuzende Muskeln in Spiralwindungen herablaufen, um erst kurz vor der Einmündung in das Atrium genitale (*c*) zu verstreichen.

Mit der beschriebenen Bursa seminalis identisch ist offenbar das von PEREYASLAWZEWA gezeichnete, aber keinen Buchstaben tragende Organ, wie die Genannte ja (p. 288) nicht bloß von einer Bursa seminalis, sondern auch von einem Uterus und dunkelbraunen Eikapseln spricht und in ihrer Figur (bei *ocf*) eine solche darstellt. Die reifen Spermatozoen beschreibt PEREYASLAWZEWA (p. 286) als aus einer Mittelrippe und breiten Plasmasäumen bestehend.

<sup>1</sup> PEREYASLAWZEWA gibt in der Genusdiagnose (p. 286) an, zwei runde Ovarien unter dem Gehirn, aber keine Dotterstücke gesehen zu haben, während es in der Speciesbeschreibung (p. 287) heißt: »Les ovaires et les vitellogènes ont échappés à mon observation«. In ihrer Abbildung ist dagegen ein Paar seitlicher langgestreckter Organe eingezeichnet, welche die sonst für Keim- und Dotterstücke angewandte Bezeichnung (*ov* und *vt*) tragen.

<sup>2</sup> In bezug auf diese bemerkt P. p. 286: »Tout le corps est parsemé de vesicules à spermatozoides«, in der Speciesbeschreibung (p. 287) heißt es dagegen: »Les testicules minces et longs vont parallèlement le long du corps, de son sommet jusqu'à la partie inférieure et se rétrécissant ensuite s'introduisent dans les vasa déférentia« usw. Nach letzterem Passus müßte man auf langgestreckte kompakte Hoden schließen, wie ich sie von *S. flavidus* beschrieben habe.

### Subsectio Kalyptorhynchia.

Seit ich die Familie der rüsseltragenden Rhabdocoela unter dem Namen *Proboscidae* neu umgrenzt und in die drei Unterfamilien der *Pseudorhynchina*, *Acerorhynchina* und *Hyporhynchina* eingeteilt habe<sup>1</sup>, sind Tatsachen bekannt geworden, welche zu einer Auflösung dieser Familie nötigen. Dieselben betreffen sowohl den Geschlechtsapparat als den Rüssel. War schon damals die Vereinigung des *Gyrator hermaphroditus* mit seinen zwei Geschlechtsöffnungen und der mit nur einem Geschlechtsporus versehenen Probosciden in der Subfam. *Acerorhynchina* kaum zu rechtfertigen, so ist dieselbe heute ganz gewiß nicht mehr gestattet, nachdem wir wissen<sup>2</sup>, daß *G. hermaphroditus* Ehrbg. außer den schon bekannten Geschlechtsöffnungen noch eine dritte dorsale besitzt, welche in die Bursa seminalis führt und allein der Copula dient, während die Eiablage durch die ventrale weibliche Öffnung erfolgt. Mir erscheint diese Differenz für sich allein schon wichtig genug, um für die genannte Form und ihre gleich organisierten Verwandten eine besondere Familie, *Gyratricidae*, aufzustellen, der möglicherweise auch die bei *G. hermaphroditus* konstatierte Einfachheit des Hodens (und meist auch des Keimstockes) als allgemeiner Charakter zukommt.

Eine andre neue Familie, *Schizorhynchidae*, ist für den von HALLEZ<sup>3</sup> entdeckten *Schizorhynchus coecus* zu schaffen, der von allen übrigen Probosciden durch die Längsteilung des Rüssels in zwei zangenartig gegeneinander bewegliche Hälften unterschieden ist. Sowohl die genannte Art als auch eine zweite weiter unten zu beschreibende erinnern in der Körpergestalt, der Kontraktilität ihres Vorderendes und der Verwendung des Hinterendes als Haftscheibe an *Typhlorhynchus nanus* Laidlaw.

Der nach Ausscheidung der *Pseudorhynchina* (S. 99) übrigbleibende Rest besteht aus den mit einer Geschlechtsöffnung und einem typischen, d. h. einheitlichen und nicht in zwei Hälften gespaltenen und von einer Scheide umschlossenen Rüssel versehenen Probosciden, die früher die beiden Subfamilien *Acerorhynchina* und

<sup>1</sup> Monogr. Turbell. I. 1882. S. 314.

<sup>2</sup> GRAFF, Vorl. Mitth. üb. Rhabd. I. Die Geschlechtsverhältnisse von *Gyrator hermaphroditus* Ehrbg. Zoolog. Anz. XXVI. Bd. 1902. S. 39.

<sup>3</sup> HALLEZ, P., Sur un Rhabdocoelide nouveau de la famille des Proboscidés (*Schizorhynchus coecus* Nov. gen. Nov. sp.) Revue biol. du Nord de la France. Tom. VI. Lille 1894. p. 315—319. tab. III.



*Hyporhynchina* bildeten, welche aber mit Rücksicht auf die Differenzen ihres Geschlechtsapparates besser zu Familien zu erheben wären. Nach den internationalen Nomenclaturregeln müssen jedoch die Hyporhynchinen in *Trigonostomidae*<sup>1</sup>, die Acrorhynchinen in *Polycystididae*<sup>2</sup> umgetauft werden<sup>3</sup>.

Die *Kalyptorhynchia* weisen durch ihren Pharynx rosulatus sowie ihre Geschlechtsorganisation auf eine, *Astrotorhynchus* nahestehende Ausgangsform, die mit der Ausbildung einer Scheide und eines Muskelzapfens des Rüssels die adenaln Stäbchen verlor, welche allen vier Familien fehlen, indem die *Polycystididae* und *Trigonostomidae* bloß dermale, die *Schixorhynchidae* und *Gyratricidae* aber überhaupt keine Stäbchen besitzen. Von der hypothetischen Ausgangsform sind als gesonderte Äste die *Trigonostomidae* und *Polycystididae* abzuleiten, während die *Schixorhynchidae* von Trigonostomiden, die *Gyratricidae* jedoch von Polycystididen abstammen.

Die von GIARD<sup>4</sup> beschriebene *Cicerina tetradactyla* nov. gen., n. sp. ist in das System insolange nicht einzureihen, als wir nichts Näheres über den Bau ihres Pharynx und ihres Geschlechtsapparates wissen.

### Trigonostomidae nov. fam.

(Subfam. *Hyporhynchina* Graff).

Rhabdocoela mit einem kleinen kegelförmigen Rüssel, der einen Muskelzapfen und eine auf der Ventralseite des Vorderkörpers mündende Scheide besitzt. Mit rosettenförmigem Pharynx und ventralem, in der vorderen Körperhälfte liegendem Mund. Mit einer einzigen Geschlechts-

<sup>1</sup> *Trigonostomum*, von O. SCHMIDT 1852 (Neue Rhabdocoelen etc., Sitzungsber. Akad. Wien, vol. IX. S. 500) für sein *T. setigerum* aufgestellt, hat unter allen für Vertreter dieser Familie angewandten Gattungsnamen die Priorität (V. MAEHRENTHAL).

<sup>2</sup> Der Name *Polycystis*, von KÖLLIKER 1845 (Über drei neue Gattungen von Würmern usw., Verh. Schweiz. Ges., 29. Vers., S. 96) für sein *P. Nügelii* (*Macrorhynchus naegelii* Graff) angewendet, hat in dieser Familie die Priorität, nachdem der ältere hier in Verwendung gekommene, *Prostoma*, von ANT. DUGÈS für die Nemertinen gebraucht worden ist (V. MAEHRENTHAL).

<sup>3</sup> Der von mir (Monogr. I, S. 314) adoptierte Name *Proboscida* J. V. CARUS kann auf keine der neu gebildeten Familien übertragen werden, da der Familienname nach dem gültigen Namen einer (»typischen«) Gattung zu bilden ist (V. MAEHRENTHAL).

<sup>4</sup> A. GIARD, Sur une faunule caractéristique des sables à Diatomées d'Ambleteuse (Pas-de-Calais). Compt. rend. Soc. Biol. T. LVI. p. 296.

öffnung, paarigen Germovitellarien oder Gemmarien und von diesen getrennten Vitellarien, sowie paarigen kompakten Hoden. Mit einer voluminösen, meist Chitinanhänge tragenden Bursa seminalis. Ohne Wimpergrübchen und Statocysten.

Sie zerfällt in zwei Gattungen, nachdem es sich herausgestellt hat, daß der bisher zu *Hyporhynchus* gezählte *Orcus venenosus* Ulj., sowie eine neue, weiter unten zu beschreibende Art Germovitellarien besitzen. Künftige Beobachter werden diesem Punkte besondere Aufmerksamkeit schenken müssen, da möglicherweise noch andre Arten, von welchen bisher getrennte Germarien und Vitellarien beschrieben wurden, mit Germovitellarien versehen sind. Alle Arten besitzen bloß dermale Stäbchen.

1. Genus *Hyporcus* nom. nov. (*Orcus* Ulj.)<sup>1</sup>: Trigonostomidae mit zwei Germovitellarien, ohne Trennung von Samenblase und Secretbehälter.

***Hyporcus venenosus* (Ulj.). Taf. III, Fig. 9—11.**

Nachdem schon durch PEREYASLAWZEWA<sup>2</sup> und ATTEMS<sup>3</sup> Ergänzungen zu meiner früheren Darstellung<sup>4</sup> gegeben wurden, kann ich heute die Kenntnis dieser Species noch weiter vervollständigen. Ich fand mehrere Exemplare derselben auf Ulven vor der biologischen Station Sewastopol. Alle zeichneten sich durch große Durchsichtigkeit aus, der weite Darm (Fig. 9 *da*) erschien schwach gelblich mit orangen Körnern oder Tröpfchen, die Augen (*au*) mit einem schwarzen nierenförmigen Pigmentbecher und mehreren kleinen Linsen versehen. Im übrigen fanden sich vor den Augen im Vorderende des Körpers (*pi*), sowie in dem, mit Klebzellen versehenen und oft scharf abgesetzten Schwanzende (*pi*), unregelmäßige Häufchen eines graubraunen Pigments verteilt, wahrscheinlich identisch mit den von ATTEMS erwähnten »kleinen, glänzenden grauen Körnchen«. Die dicht hinter und neben dem Pharynx (*ph*) liegenden Hoden sind bei schwach gequetschten Exemplaren birnförmig (*te*) und entsenden von ihrem Hinterende das Vas deferens (*vd*). Ehe die Vasa deferentia sich zur

<sup>1</sup> Der Gattungsname *Orcus*, welchen ULJANIN (l. c., p. 19) für die folgende Art aufstellte, ist schon von MULSANT 1851 für eine Coleopterengattung verwendet worden (v. MAEHRENTHAL).

<sup>2</sup> l. c., p. 266. tab. IV, fig. 28 (2 Figuren).

<sup>3</sup> l. c., p. 227. tab. II, fig. 24—25.

<sup>4</sup> Monogr. Turbell. I. S. 341.

Einmündung in die Samenblase vereinigen, schwellen sie zu ovalen Auftreibungen (*vd*,) an, in deren Umgebung die Körnerdrüsen des männlichen Apparates (*kd*) angehäuft sind, welche im Umkreise der Vasa deferentia in die Samenblase münden. Diese ist ausgekleidet von Schollen des Drüsensecretes, welche bald als fettglänzende homogene Massen (*ks*) erscheinen, bald aus einzelnen matten Körnchen bestehen (*ks*,), während an der basalen Mündung des Secretrohres des Penis (*pe*) das Secret sich in einzelne stark lichtbrechende Körner (*ks*,,) auflöst und in dieser Form durch das Secretrohr ausgeführt wird. Die als Führung für den distalen Teil des letzteren dienenden Chitinteile — von mir früher als Rohr, von ATTEMS als Halbrinne beschrieben — stellen ein Paar, das Secretrohr zwischen sich fassende säbelförmige Platten (Fig. 10 und 11 *b*) dar, deren jede an ihrer Basis in eine feine Spange ausgezogen ist, die mit ihrem rechtwinklig abgelenkten Ende (*a*) jederseits des erweiterten Ostiums (*sr*) des Secretrohres in der muskulösen Wand der Samenblase verankert ist. In Fig. 10 sieht man die beiden Säbelplatten durch eine feine Querbrücke (bei \*) verbunden, während in Fig. 11 hier bloß ein Dorn vorhanden ist. Zwischen den basalen Spangen der Säbelplatten ist stets noch eine feine mediane Gräte (\*) zu sehen, die bald (Fig. 10) von der Circumferenz des Secretrohr-Ostiums entspringt, bald (Fig. 11) aus einer die beiden Spangen verbindenden Querleiste (\*\*) hervorgeht.

Die weiblichen Geschlechtsdrüsen sind Germovitellarien, deren vorderer, unterhalb der Hoden beginnender, Abschnitt die schwach eingeschnittene dotterbereitende Partie (*vi*) darstellt, während das oval anschwellende hintere Ende Keimzellen (*ge*) produziert. Von der muskulösen mächtigen Bursa seminalis ist bekannt, daß sie an ihrem vorderen Ende einen aus zwei Röhren bestehenden Chitinanhang (Fig. 9 *ch*) trägt, während das mehr oder weniger deutlich abgesetzte hintere Ende sich in einen, zum Atrium genitale hinziehenden, häutigen und jeglicher Chitinbildungen entbehrenden, weiten Ausführungsgang (*bst*) fortsetzt. Den Inhalt der Bursa bilden Spermaaballen nebst einer, stark lichtbrechende Körnchen suspendiert enthaltenden, Flüssigkeit. Die Geschlechtsöffnung (*gö*) liegt dicht vor der Schwanzplatte und ist umgeben von den Ausführungsgängen großer birnförmiger Atriumdrüsen (*ad*), die ein sehr grobkörniges Secret liefern.

Was es für eine Bewandnis mit dem von PEREYASLAWZEWA (l. c., p. 265, fig. 28 auf tab. IV rechts unten) beschriebenen »Uterus« habe, kann ich nicht sagen, da ich nie eine ähnliche Bildung bei dieser oder einer verwandten Art beobachtet habe.

**Hyporcus breiffussi** n. sp. Taf. III, Fig. 12—16.

Dieses farblose, schlanke und lebhaft, fast 1 mm lange Tier hielt ich zuerst für einen *Proxenetes gracilis*, bis ich seinen Rüssel bemerkte. Gänzlich pigmentlos, enthält es in der Haut massenhafte Rhabditen von Ei-, Spindel- oder Stäbchenform, von denen die längsten die Höhe der Epithelialschicht erreichen. Über den ganzen Körper finden sich einzelne Geißelhaare (Fig. 12 *gei*) verteilt und am Vorderende sind solche in größerer Anzahl vorhanden. Die nierenförmigen schwarzen Augen mit ihren kleinen Linsen (Fig. 12 *au*) sind im ungequetschten Tiere etwa doppelt so weit voneinander entfernt als vom Seitenrande. Die Rüsselmündung (*Rö*) liegt dicht hinter dem schwach verschmälerten Vorderende des Körpers, der Rüssel (*R*) enthält dichtgedrängte eiförmige Epithelialeinschlüsse, sein Muskelzapfen (*Rm*) ist verhältnismäßig schwach entwickelt. Der Pharynx nimmt das Ende des ersten Körperdrittels ein, der Darm ist hell bräunlich-gelb gefärbt. Die kleinen rundlichen Hoden liegen dicht hinter dem Pharynx und ebendasselbst beginnen die dotterbereitenden Teile der Germovitellarien. Die Bursa seminalis ist relativ wenig umfangreich, aber mit einer dicken Muscularis (Fig. 13 *m*) versehen, vorn keulenförmig angeschwollen und an der Spitze mit einer eigentümlichen, im ganzen 24  $\mu$  langen Chitinbildung (*ch*) geziert. Diese besteht aus einem die Bursawandung durchsetzenden und außen mit verbreiterter Mündung versehenen basalen Chitinrohre (Fig. 14 *r*), das sich von innen wieder nach außen umschlägt, wobei aber die Wandung des Rohres in einzelne Stäbchen zerfällt. Die frei hervorragende Mündung (*r*<sub>1</sub>) des Chitinrohres ist etwas ausgeschweift und am Rande fein gekerbt. Der Stiel der Bursa ist bis nahe zur Geschlechtsöffnung zu verfolgen, die Bursa selbst erfüllt von Spermatozoen. Die Vasa deferentia mit ihren Anschwellungen, die Körnerdrüsen und die Samenblase verhalten sich wie bei *Hyp. venenosus*, dagegen hat der chitinöse Penis einen etwas einfacheren Bau als bei der genannten Art. Das Secretrohr ist hier viel kürzer und in ganzer Länge fast gleich weit. Es bildet eine einfache Schleife und die dasselbe einschließenden Chitinplatten (Fig. 15 und 16 *b*) sind breiter, flächenhafter entwickelt und bleiben entweder in ihrer ganzen Länge getrennt (Fig. 15) oder sie sind durch zwei Querbrücken: eine über dem Secretrohre (Fig. 16 \*) und eine zweite hinter demselben (bei \*) miteinander verbunden. Das Secretrohr zeigt an seinem Beginne bisweilen eine kielartige Leiste (wie in Fig. 15 bei *sr*). Die Länge des

chitinösen Penis von der Spitze bis zur basalen Umkrümmung beträgt  $64\ \mu$ .

Ich fand drei Exemplare dieses Tieres auf Ulven vor der biologischen Station Alexandrowsk.

2. Genus *Trigonostomum* O. Schm. (*Hyporhynchus* Graff. excl. *H. venenosus*): Trigonostomidae mit zwei Germarien und zwei von diesen getrennten langgestreckten Vitellarien, ohne Trennung von Samenblase und Secretbehälter.

Hierher gehört auch die einzige bisher bekannt gewordene Süßwasser-Trigonostomide<sup>1</sup>, welche sich von allen marinen Formen dadurch unterscheidet, daß ihrer Bursa seminalis die Chitinanhänge fehlen.

Die für diese Gattung typische Art, *Trigonostomum setigerum* O. Schm., deren Synonymie 1882<sup>2</sup> festgestellt wurde, zerfalle ich jetzt in drei Unterarten.

a. *Trigonostomum setigerum setigerum* O. Schm. Taf. III, Fig. 19—21.

Diese weitverbreitete Form ist seither von PEREYASLAWZEWA<sup>3</sup> bei Sewastopol auch histologisch untersucht worden, während FUHRMANN<sup>4</sup> sie bei Concarneau konstatierte. Ich kann dazu einige in Sewastopol, Triest, Lesina, Neapel und Orotava angestellte Beobachtungen mitteilen. Dieselben betreffen zunächst die Bursa seminalis, die ich früher als »Uterus«<sup>5</sup> bezeichnet hatte. Sie ist im Parenchym locker befestigt und ihr normal nach vorn gerichtetes blindes Ende (Fig. 19) kommt an Quetschpräparaten bisweilen nach hinten zu liegen, was mich seinerzeit hauptsächlich irreführte. Das blinde Ende der Bursa trägt den, auch hier aus einem Basalstücke und zwei, sich in die Leibeshöhle öffnenden, Röhren bestehenden Chitinanhang, dessen Gestalt namentlich in bezug auf das die Röhren umschließende Basalstück variiert, wie aus den Figuren 19 (von Lesina), 20 (von Neapel) und 21 (von Sewastopol) hervorgeht. An Fig. 19 fällt auf,

<sup>1</sup> *Hyporhynchus neocomensis* H. Fuhrmann, Ein neuer Vertreter eines marinen Turbellariengenus im Süßwasser. Zoolog. Anz. XXVII. Bd. Leipzig 1904. S. 381 bis 384 mit 3 Textfig.!

<sup>2</sup> Monogr. Turbell. I. S. 338.

<sup>3</sup> l. c., p. 267. tab. IV, fig. 29 (2 Figuren), X, fig. 60 a—e, 63 d.

<sup>4</sup> O. FUHRMANN, Nouveaux Rhabdocoelides marins de la baie de Concarneau. Arch. d'anat. microscopique, t. I. Paris 1898. p. 459.

<sup>5</sup> PEREYASLAWZEWA spricht ebenfalls von einem Uterus und bezieht sich auf ihre »fig. 29 ut«. Doch stellt ihre zweite mit 29 numerierte Figur den Penis dar und die beiden neben dieser befindlichen Figuren 27 und 28, welche die Bezeichnung *ut* tragen, gehören nicht zu vorliegender Species!

daß die muskulöse Wand der Bursa (*m*) hier ein, den größten Teil des Chitinanhangs umschließendes Divertikel (*div*) bildet, aus welchem nur die freien Enden der beiden Röhren vorragen. Am Beginne des hinteren Drittels der Bursa entspringt der schlanke Ausführungsgang (*bst*), welcher ebenso wie bei den verwandten Arten *T. armatum* und *piriforme* nach hinten läuft, um dicht neben dem Penis in das Atrium zu münden. Anfang und Ende des Ausführungsganges (soweit als der gelbe Ton in Fig. 19 reicht) sind stark lichtbrechend und haben einen verstärkten, wahrscheinlich chitinösen Ring. Wiederholt sah ich die Spermatozoen (*sp*) aus der Bursa durch den Kanal in das Atrium herunterziehen.

Sowohl bei Neapel wie bei Lesina und Sewastopol fand ich vieräugige Individuen, d. h. solche, bei welchen an beiden Augen die feine Pigmentbrücke zwischen dem vorderen und hinteren Abschnitte fehlte. Ein solches Exemplar ist auch PEREYASLAWZEWS Zeichnung zugrunde gelegen.

**b. *Trigonostomum setigerum lunulatum* nov. subsp.**

Während bei *T. setigerum setigerum* das reticuläre sepiabraune Pigment als eine zwischen den Augen beginnende und bis nahe an das Hinterende reichende Längszone die Rückenmitte einnimmt, ist dasselbe bei dieser Unterart auf das Vorderende des Körpers beschränkt und bildet hier einen vor den Augen quer abgeschnittenen halbmondförmigen Fleck. Diese von mir<sup>1</sup> abgebildete Subspecies ist bisher bloß bei Neapel beobachtet worden.

**c. *Trigonostomum setigerum album* nov. subsp. Taf. III,  
Fig. 17 und 18.**

In Neapel (im März, beim Castello d'Ovo) fand ich einmal ein ganz pigmentloses Exemplar. Von diesem entnahm ich die Abbildungen, welche das im Schwimmen spatelförmig verbreiterte (Fig. 17) und bei der Festheftung scharf abgesetzte, quer-ovale Hinterende des Körpers (Fig. 18) darstellen, wobei jedoch bemerkt werden muß, daß dieses Verhalten ebenso bei den andern Subspecies zu beobachten ist. Das Epithel der Schwanzplatte ist mehr als doppelt so hoch wie jenes des Körpers und ventral wie am Rande durchaus von Klebzellen gebildet. Zwischen diesen entspringen zahlreiche Geißelhaare, wogegen Cilien fehlen. An dem Integumente der Schwanz-

<sup>1</sup> Monogr. Turbell. I. tab. IX, fig. 7.

basis inserieren sich feine von hinten aus dem Schwanze kommende Fäden (*m*), wahrscheinlich Muskelfasern, auf deren Kontraktion die Formänderung des Hinterendes bei der Anheftung zurückzuführen ist. Das lebhaftes Tier benutzt das Schwanzende wie einen Saugnapf und kann, indem es sich abwechselnd mit diesem und mit dem Pharynx an die Unterlage anheftet, wie ein Egel spannerartig nach vorn und hinten weiterschreiten.

**Trigonostomum piriforme** (Pereyasl.). Taf. III, Fig. 22 und 23.

Beim St. Georgskloster nächst Sewastopol fand sich eine Form, die ich für identisch mit der von PEREYASLAWZEWA<sup>1</sup> als *Hyporhynchus piriformis* beschriebenen halte. Farblos und nahezu 1 mm lang, mit verhältnismäßig großen schwarzen Augen versehen, gleicht dieses Tier in seiner Organisation völlig dem *T. penicillatum* (O. Schm.), wie ich dieses dargestellt habe<sup>2</sup>. Der Chitinanhang der Bursa besteht wie dort aus einem Bündel gekrümmter Haken, die aus einem röhrenartigen Basalstück (Fig. 23) entspringen. Dagegen ist der Penis (Fig. 22) nicht aus zwei, sondern aus drei löffelförmigen Chitinplatten zusammengesetzt, indem an Stelle der einen für die Ausfuhr des Spermas bei *T. penicillatum* dienenden Platte hier zwei (*b* und *c*) vorhanden sind, welche, an der Basis miteinander verlötet, eine quere Spalte (s. den Pfeil) für den Eintritt der Spermatozoen frei lassen, während in der Konkavität der dritten Platte (*a*) das Kornsecreet ausfließt. Bei schwacher Vergrößerung sind PEREYASLAWZEWA offenbar bloß die Spitzen dieser Platten zur Anschauung gekommen.

**Trigonostomum brunchorsti** n. sp. Taf. III, Fig. 24 und 25.

In der Nähe der biologischen Station Bergen fand ich ein farbloses, 1 mm langes *Trigonostomum*, das sowohl durch die Lage seines Pharynx — derselbe gehört dem zweiten Körperdrittel an und ist daher im Verhältnis zu den andern Arten vom Rüssel weit abgerückt — als auch durch die Chitinteile des Geschlechtsapparates von allen bisher bekannten abweicht. Der Chitinanhang der Bursa seminalis (Fig. 25) gleicht im wesentlichen jenem von *Hyporhynchus renosus* mit den zwei (je 56  $\mu$  langen) Röhrchen und dem röhrenartigen, aber an seiner Mündung mit einigen Zähnen bewehrten Basalstücke, wogegen der Penis (Fig. 24) an die bei *T. penicillatum* herr-

<sup>1</sup> l. c., p. 266, tab. IV, fig. 30.

<sup>2</sup> Monogr. Turbell. I. S. 341. tab. IX, fig. 15—20.

schenden Verhältnisse erinnert. Es sind zwei Chitinplatten vorhanden, die basale (*b*) ist kahnartig vertieft und sowohl am basalen Ende (\*) wie an der freien Spitze (\* \*) in einen Dorn ausgezogen, der proximale und der distale Teil der Platte sind voneinander um 90° abgelenkt. In der Vertiefung dieser basalen Platte liegt eine zweite dünne, einfach löffelförmig gestaltete Platte (*a*) eingeschlossen. Die Länge dieses chitinösen Copulationsorgans von der Umbiegungsstelle, (bei *b*) bis zur freien Spitze (\* \*) gemessen, beträgt 0,1 mm. In der Form der Augen wie in der Organisation des Geschlechtsapparates fand ich keine wesentliche Abweichung gegenüber *T. penicillatum*.

### Schizorhynchidae nov. fam.

(Genus *Schizorhynchus* Hallez).

Rhabdocoela mit einem von einer Scheide umgebenen Rüssel, dessen distaler Teil der Länge nach in zwei zangenartig gegeneinander bewegliche Hälften gespalten ist. Mit rosettenförmigem Pharynx und ventralem, hinter der Mitte des Körpers liegendem Mund. Mit einer einzigen Geschlechtsöffnung und einer Bursa seminalis. Ohne Wimpergrübchen und Statocysten.

Mit einer Gattung, *Schizorhynchus* Hallez<sup>1</sup>, deren beide Vertreter sich durch verschieden tiefe Spaltung des Rüssels (die bei *S. tataricus* bis an die Basis des Muskelzapfens geht, bei *S. coecus* dagegen einen, beiden Hälften gemeinsamen, basalen Muskelzapfen freiläßt) und die Form des chitinösen Penis unterscheiden. Die Bursa seminalis entbehrt der Chitinanhänge und überdies kommen als generische Charaktere beiden Arten zu: die Lage des Mundes in der zweiten Körperhälfte, paarige Germarien und Vitellarien, zwei kleine rundliche Hoden und der Mangel einer Scheidung von Sekretbehälter und Samenblase. Es sind weder adenale noch dermale Stäbchen vorhanden.

### *Schizorhynchus tataricus* n. sp. Taf. IV, Fig. 21—26.

Wie die HALLEZsche Art, so stammt auch die vorliegende vom Meeresgrunde, und zwar aus dem Sande beim St. Georgskloster

<sup>1</sup> P. HALLEZ, Sur un Rhabdocoelide nouveau de la famille des Proboscides (*Schizorhynchus coecus* Nov. gen. Nov. sp.). Revue biol. du Nord de la France. vol. VI. 1893—1894. Lille 1894. p. 315, tab. III. (Dasselbe in: Catalogue des Rhabdocoelides, Triclaes et Polyclaes du Nord de la France. 2<sup>e</sup> edition. Lille 1894. p. 83—90. Textfig. 13—19.)



nächst Sewastopol, wo ich sie in einem einzigen Exemplare erbeutete. Gleich ihrer Gattungsgenossin ist auch sie durch eine außerordentliche Beweglichkeit und Kontraktilität des überaus schlanken, fadenförmigen und im ausgestreckten Zustande 1 mm langen Körpers ausgezeichnet, der sich bis auf ein Viertel dieser Länge zusammenziehen kann. Von dem zierlichen Vorderende (Fig. 21) nimmt der Körper ganz allmählich bis in den Beginn des letzten Drittels an Breite zu und verengt sich von der, den Penis enthaltenden Stelle wieder allmählich, um hinter dem Geschlechtsporus durch eine seichte Einschnürung das spatelförmige Hinterende (*sa*) abzusetzen. Dieses erscheint im Kriechen oval und allmählich zu einer stumpfen Spitze verschmälert, vermag sich aber an der Unterlage festzuheften und nimmt dann, ähnlich wie das Hinterende von *Typhlorhynchus nanus* Laidlaw, die Form einer durch eine Einschnürung (Fig. 22\*) vom Körper abgesetzten quer-ovalen Haftscheibe an. Augen und Rhabditen fehlen auch hier und der vollständige Mangel an Pigment gestattete, die wichtigsten Organe zu erkennen. Die beim ausgestreckten Tiere 2,4  $\mu$  breite Hautschicht wird von dem fast 4  $\mu$  dicken Hautmuskelschlauch an Stärke übertroffen. Merkwürdig sind die, über die ganze Hautoberfläche verbreiteten fettig-glänzenden (2—4  $\mu$  messenden) Körnchen, die ich in Fig. 21 bloß bei *a* eingezeichnet habe und für Sekretpröpfchen halte. Die Rüsselscheide öffnet sich bei dieser Art an der Spitze des Körpers (Fig. 23 *Rö*) und der im Verhältnis zur Körperlänge sehr kleine Rüssel ist bloß in seiner distalen Hälfte von der Scheide (*Rt*) umschlossen, während der Rest den Muskelzapfen bildet. Bei *S. coecus* erscheint der Rüssel nicht bis zur Basis gespalten, sondern die beiden Hälften enden in einem basalen gemeinsamen Muskelzapfen, der etwa  $\frac{1}{5}$  der ganzen Rüssellänge ausmacht. Anders bei der vorliegenden Art. Zwar scheint es bei schwacher Kompression, als ob auch hier ein dreiseitiges Schaltstück (Fig. 21 *R<sub>s</sub>*) sich zwischen die Basis der beiden Rüsselhälften einschöbe, das dem ungeteilten Muskelzapfen von *S. coecus* entspricht. Bei starker Kompression (Fig. 23), wenn die Rüsselhälften auseinanderweichen und noch deutlicher an dem zur Rüsselöffnung ausgepreßten Rüssel (Fig. 25) wird es aber klar, daß die Rüsselhälften hinten nur durch eine schmale Brücke verbunden sind und daß jenes Bild nur dadurch hervorgebracht wird, daß die Basalteile der Rüsselhälften im Ruhezustande sich übereinander schieben. Mit dieser Differenz im Bau des Rüssels geht eine andre Art der Einmündung der Rüsseldrüsen einher. Bei *S. coecus* münden sie quer

vor dem gemeinsamen Muskelzapfen ein, hier dagegen von hinten her durch die, beide Rüsselhälften verbindende Brücke (Fig. 23 *Rdr*). Die Rüsseldrüsen sind mehrzellige, von einem einfachen Epithel ausgekleidete Schläuche, welche mitsamt ihren feinen Ausführungsgängen etwas länger sind als der Rüssel. Jede Rüsselhälfte ist an ihrem freien Ende (*R*) überzogen von einer dünnen, als Fortsetzung der Rüsselscheide erscheinenden Epithelialschicht (Fig. 26 *Re*), unter welcher eine aus feinen Ring- und kräftigen Längsfasern bestehende *Muscularis* (*Rhm*) liegt, während locker angeordnete Längsmuskeln (*Rm*) den Binnenraum jeder Rüsselhälfte ausfüllen. Von Retractoren habe ich nur die zwei am Hinterende des Rüssels inserierten Bündel (Fig. 23 und 25 *Rrl*) wahrgenommen.

Über das Gehirn des *S. coecus* spricht sich HALLEZ nur ganz unbestimmt aus<sup>1</sup>. Bei *S. tataricus* fand ich dicht hinter dem Rüssel eine aus feinkörnigen Zellen bestehende Masse (Fig. 21 *g*), die von hier bis zum Ende des ersten Drittels fast die ganze Körperbreite ausfüllt und hinten abgerundet endet. Trotz ihrer enormen Ausdehnung muß diese Zellmasse für das Gehirn gehalten werden und ihre Form erinnert an die Umrisse des Gehirns von *Catenula lemmæ*, wie dasselbe von SEKERA<sup>2</sup> dargestellt wird.

Der wohlausgebildete Pharynx (*ph*) mit seiner von Secretpföpfchen besetzten Mündung liegt im Ende des zweiten Körperdrittels, der den Körper in ganzer Breite einnehmende Darm erstreckt sich vom Gehirn bis in die Nähe des Geschlechtsporus und enthält neben hellgelben Kügelchen fettglänzende Massen (*f*).

Die von einem Drüsenkranze (*ad*) umgebene Geschlechtsöffnung (*gö*) findet sich im Beginne des letzten Siebentels des gestreckten Tieres. Vor ihr liegt auf der einen Seite ein länglicher, von einer stark glänzenden (? chitinösen) Membran ausgekleideter Sack, die Bursa seminalis (*bs*) und jederseits ein Haufen heller Zellen, wahrscheinlich die beiden Keimstöcke (*ge*). Bei der großen Übereinstimmung in der übrigen Organisation ist anzunehmen, daß auch die vorliegende Form gleich *S. coecus* mit zwei langgestreckten Dotterstöcken versehen sein werde, doch habe ich von diesen Organen keine Notiz genommen. Die Hoden (*te*) sind auch hier kleine ovale, dicht hinter

<sup>1</sup> »Le cerveau n'est pas visible sur l'animal vivant, mais il apparaît après fixation et coloration. Ses contour toutefois sont peu nets. Il est situé, selon la règle, en arriere de la trompe.«

<sup>2</sup> E. SEKERA, Beiträge z. Kenntnis d. Süßwasserturbellarien. II.—IV. Sitzungsber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. Prag 1888. tab. II, fig. 4.

dem Gehirn gelegene Organe. Ihre Vasa deferentia schwellen hinter dem Pharynx sehr stark an (*rd*.) und ergießen sich dann in das breit abgerundete blinde Ende des birnförmigen Copulationsorgans, in welchem sich auch Kornsecretballen (*ks*) angehäuft finden. Der chitinöse Penis (*pe*) stellt hier ein, an beiden Enden quer abgestutztes, 72  $\mu$  langes, enges Röhrchen dar, das sich zum freien Ende allmählich verengt und schließlich ein wenig krümmt.

### Polycystididae nov. fam.

(Subfam. *Acororhynchina* Graff excl. gen. *Gyrator*).

Rhabdocoela mit wohlentwickeltem kegelförmigem Rüssel, der einen kräftigen Muskelzapfen und eine an der Spitze des Vorderendes mündende Scheide besitzt. Mit rosettenförmigem Pharynx und ventralem, vor der Körpermitte liegendem Munde. Mit einer einzigen Geschlechtsöffnung, paarigen, von den Vitellarien getrennten Germarien, sowie paarigen kompakten Hoden. Ohne Wimpergrüben und Statocysten.

Es zerfällt diese Familie nach dem Vorhandensein oder Fehlen des Giftapparates (eines durch den männlichen Genitalkanal ausmündenden, aber mit einem besonderen Chitinstachel versehenen Drüsenkomplexes) sowie nach der Art, wie sich im Copulationsorgan Sperma und Kornsecret zueinander verhalten, in die drei Gattungen *Acororhynchus*, *Polycystis*<sup>1</sup> und *Phonorhynchus* n. gen. Eine erhebliche Anzahl der zu den bisherigen Gattungen *Acororhynchus* und *Macrorhynchus* gezählten Arten ist zu wenig genau untersucht, um sie in eine der genannten Gattungen mit Sicherheit unterbringen zu können. Indessen nötigen die bekannt gewordenen Tatsachen zu einer schärferen Umgrenzung der Genera, welche auch zu einem intensiveren Studium dieser schwierig zu untersuchenden Familie anregen dürfte.

Eine Bursa seminalis kommt wahrscheinlich allen hierhergehörenden Formen zu, doch entbehrt dieselbe der für die *Trigonostomidae* so charakteristischen Chitinanhänge. Bisher kannte man die Bursa für *Acororhynchus heincke*, *Polycystis naegeli* und *mamertina*, *Phonorhynchus helgolandicus* und *lemanus*. In folgendem wird dieselbe bei je zwei weiteren Arten der Genera *Acororhynchus* und *Polycystis* konstatiert. Es sind bloß dermale Stäbchen vorhanden.

<sup>1</sup> Statt *Macrorhynchus* (s. Anm. 2 auf S. 109).

1. Genus *Acorrhynchus* Graff: Polycystididae mit zwei Germarien und von diesen getrennten Vitellarien sowie mit zwei, meist birnförmigen kompakten Hoden. Sperma und Kornsecret von der gemeinsamen Muscularis des Copulationsorgans umschlossen und durch ein gemeinsames Rohr ausfließend. Ohne Giftapparat.

Die vier, mit Sicherheit unter diese Diagnose fallenden Arten bieten bemerkenswerte Verschiedenheiten im Bau ihres männlichen Copulationsapparates. *A. dolichocephalus* und *reprobatus* besitzen ein einheitliches, spiral gebogenes Chitinrohr für die Ausfuhr der männlichen Secrete, bei *A. heincke* ist die Mündung des muskulösen Copulationsorgans von drei Haken umstellt und bei *A. sophiae* und *caledonicus* ist der chitinöse Penis ersetzt durch eine große Anzahl kleiner, den ganzen männlichen Genitalkanal auskleidender Chitinhäkchen. Wichtiger noch ist der Unterschied in bezug auf das Verhalten des Sperma zum Kornsecret. Bei *A. dolichocephalus*, *heincke* und *sophiae* umgibt letzteres den zentralen Spermakanal (Ductus ejaculatorius), während bei *A. caledonicus* Samenblase und Secretbehälter hintereinander liegen, durch eine muskulöse Scheidewand getrennt und mit separaten Mündungen für Vasa deferentia und Körnerdrüsen. Diese Differenz würde für eine generische Trennung des *A. caledonicus* vom Genus *Acorrhynchus* ausreichen. Doch sei dieselbe bis zu dem Momente hinausgeschoben, in welchem — wie ich erwarte — sichergestellt sein wird, daß bei *Ludmila graciosa* Ulj. ein gleiches Verhalten vorliegt, wo dann dieses neue Genus den Namen *Ludmila* erhalten müßte.

### ***Acorrhynchus dolichocephalus* (Pereyasl.). Taf. IV, Fig. 1.**

Ich bilde den überaus langen und wie eine Uhrfeder gekrümmten chitinösen Penis nach einem in Sewastopol beobachteten Exemplare ab und bemerke nur noch, daß PEREYASLAWZEWA, welche diese Form als *Macrorrhynchus dolichocephalus* beschreibt<sup>1</sup>, die kleinen ovalen Hoden, welche gleich hinter dem Gehirn zu seiten des Pharynx liegen, nicht gesehen hat, indem die von ihr als Hoden bezeichneten Gebilde nichts andres sind, als die Anschwellungen der Vasa deferentia.

---

<sup>1</sup> l. c., p. 281, tab. V, fig. 32 (3 Abbildungen mit dieser Nummer), 32a, 32b und eine unnummerierte Figur.

**Acorrhynchus reprobat** Graff (nom. nov.)

(Macrorrhynchus bivittatus Pereyasl. nec Ulianin!).

FUHRMANN sucht in einer kürzlich erschienenen Notiz<sup>1</sup> nachzuweisen, daß folgende Species identisch seien: 1) *Gyrator bivittatus* Ulj.<sup>2</sup>, 2) *Macrorrhynchus bivittatus* Pereyasl.<sup>3</sup>, 3) *Macrorrhynchus marmertinus* Graff<sup>4</sup>, 4) *Macrorrhynchus coeruleus* Fuhrm.<sup>5</sup>, und 5) *Gyrator* (*Progyrator*) *reticulatus* Sekera<sup>6</sup>. So sehr es zu begrüßen ist, wenn der lästige Ballast ungenügend beschriebener Arten durch sichere Identitätsnachweise eine Verminderung erfährt, so muß doch, schon mit Rücksicht auf die Tiergeographie, die Mitführung unsicherer Species gegenüber einer nicht genügend begründeten Identifizierung als das geringere Übel erscheinen. Und bei genauer Prüfung ergibt sich auch in diesem Falle, daß der Wunsch der Vater des Gedankens und die Identifizierung FUHRMANNs nur zum Teil berechtigt war, indem nur die sub 3—5 genannten Literaturspecies mit Sicherheit als synonym erklärt werden können. Nr. 1 und 2 sind aber weder untereinander noch mit den letztgenannten identisch.

*Gyrator bivittatus* Ulj. kann zwar in keine der in dieser Publikation aufgestellten Kalyptrorhynchiengattungen eingereiht werden, da sein Geschlechtsapparat nicht genügend bekannt ist. Es steht aber nach der neuerlichen Auffindung dieser Art durch HALLEZ<sup>7</sup> fest, daß sie in ihren, nach vorn zu undeutlich abgegrenzten Pigmentstreifen ausgezogenen, Augen sowie in dem weichen, einer Chitinspitze entbehrenden Penis ganz charakteristische Merkmale besitzt. Es ist deshalb auch ganz unverständlich, wie PEREYASLAWZEWA die von ihr unter dem gleichen Namen beschriebene Form mit der ULJANINSchen Art identifizieren konnte. Der *Macrorrhynchus bivittatus* Pereyasl. hat scharfbegrenzte nierenförmige Pigmentbecher der Augen und ein

<sup>1</sup> O. FUHRMANN, Zur Synonymie von *Macrorrhynchus bivittatus* (Ulianin). Zoolog. Anz. XXVII. Bd. 1904. S. 298.

<sup>2</sup> ULJANIN, l. c., p. 22. tab. II, fig. 4.

<sup>3</sup> PEREYASLAWZEWA, l. c., p. 277. tab. V, fig. 31 (2 Abbildgen.), X, fig. 63e, XI, 68a—k, XII, 69a—d.

<sup>4</sup> Monogr. Turbell. I. S. 327.

<sup>5</sup> O. FUHRMANN, Nouveaux Rhabdocoelides marins de la baie de Concarneau. Arch. d'anat. microsc. t. I. Paris 1898. p. 476. tab. XX, fig. 14—17.

<sup>6</sup> E. SEKERA, Über eine marine Art der Gattung *Gyrator* Ehrbg. Zoolog. Anz. XXIV. Bd. 1901. S. 79.

<sup>7</sup> P. HALLEZ, Sur la présence dans le détroit du Pas-de-Calais de l'*Acorrhynchus bivittatus* Ulianin. Revue biol. du Nord de la France. T. VI. 1893—1894. Lille 1894, p. 322.

Chitinstilett wie *Polycystis* (*Macrorhynchus*) *mamertina*. Aber trotzdem kann er mit letzterer nicht identifiziert, ja überhaupt gar nicht bei der Gattung *Polycystis* untergebracht werden, da das ovale Copulationsorgan an seinem blinden Ende nicht bloß die Körnerdrüsen, sondern (nach PEREYASLAWZEWA'S Beschreibung und Zeichnung) inmitten dieser auch die Vasa deferentia aufnimmt, was weder bei *P. mamertina*, noch bei einem andern Vertreter dieser Gattung der Fall ist. Ich habe deshalb PEREYASLAWZEWA'S *M. bivittatus* obigen neuen Namen gegeben.

### ***Acrorhynchus caledonicus* (Clap.).**

Ich habe diese Art bei Bergen (Damsgaard, Follesö, Strudshavn) und in Ebbetümpeln von Alexandrowsk gefunden. An letzterem Orte waren alle Exemplare ganz farblos und man konnte an ihnen ebenso schön wie bei *Gyatrix hermaphroditus* die beiden Hauptstämme des Excretionsapparates und in der Gegend der Hoden auch die Netzkänäle und Wimpertrichter sehen. Hinter der Geschlechtsöffnung geht der Ausführungsgang der Bursa seminalis ab, der gegen sein blindes Ende allmählich birnförmig anschwillt.

### ***Acrorhynchus sophiae* n. sp. Taf. V, Fig. 6—9, Taf. VI, Fig. 1—7.**

Im Sande vor dem St. Georgskloster nächst Sewastopol sehr häufig, gehört diese Art zu den größten ihrer Gattung. Im Kriechen (Taf. VI, Fig. 1 *a*) hat der die charakteristische Gestalt der Polycystiden besitzende Körper eine Länge von 3 mm bei einer größten Breite von 0,6 mm, der schlanke Rüssel ist weiß, der hinten breit abgerundete Körper mattgelb und die Gehirnregion ist ganz durchsichtig. Träge in der Bewegung, kann sich das Tier bis fast auf die Hälfte seiner Länge kontrahieren (*b*), wobei der Rüsselteil sich scharf von dem stark verbreiterten Rest des Körpers abhebt. Jegliches Pigment fehlt und abgesehen von dem mattgelben Darne ist es bloß die hellgelbe periviscerale Flüssigkeit, welche den Farbenton hervorbringt. Die zwei schwarzen, halbmondförmigen Augen (Fig. 2 *au*) sind voneinander um wenig weiter entfernt als vom Seitenrande; sie liegen auf dem zweilappigen Gehirn (*g*), das jederseits des Rüssels die Nerven des Vorderendes (*na*) und hinten die beiden Längsnervenstämme (*nl*) entsendet. Das Integument besteht aus einem bis 16  $\mu$  hohen Epithel (Taf. V, Fig. 9 *ep*), in welchem die Grenzen der einzelnen Zellen mit den gewöhnlichen Methoden nicht deutlich zu machen sind, und einem dichten Besatze bis 8  $\mu$  langer Cilien (*ci*).

Durch die ganze Dicke der Epithelialschicht geht ein System von untereinander anastomosierender Fasern, die sich auf tangentialen Schnitten als ein spongiöses Maschenwerk dichten und tiefer tingierten Plasmas darstellen, dessen Lücken ein zartes, feinkörniges Plasma enthalten. Die äußerste, 4  $\mu$  dicke Randschicht besteht bloß aus Spongioplasma und in ihr liegen dichtgedrängt die dermalen Rhabditen (*rh*). Aus dem lebenden Objekte isoliert (Taf. VI, Fig. 3), stellen dieselben zumeist feine, 2—4  $\mu$  lange Stäbchen (*a*) dar und nur vereinzelt befinden sich darunter solche (*b*) von 12—16  $\mu$  Länge, welche, die ganze Dicke des Epithels durchsetzend, stets im Spongioplasma eingebettet sind. Die ovalen, meist 12  $\mu$  langen und 7  $\mu$  breiten Kerne stehen senkrecht zur Körperoberfläche (Taf. V, Fig. 9) und finden sich, wie ein Blick auf Fig. 6 lehrt, in verschiedenen Regionen der Haut bald spärlich, bald dicht gedrängt, so namentlich im Vorderende des Körpers in der Umgebung der Rüsselöffnung (*Rö*). Durch ihre geringe Tinktionsfähigkeit fällt die Basalmembran (Fig. 9 *bm*) auf. Sie ist strukturlos, entbehrt der Kerne und zeigt an ihrer äußeren Fläche kleine, den basalen Unebenheiten des Epithels entsprechende Fortsätze. Die drei Faserlagen des Hautmuskelschlauches sind zusammen ebenso dick wie die Basalmembran. Ihre dicht angeordneten Ringfasern (*rm*) messen 1,3  $\mu$ , während die Längsfasern (*lm*) 4  $\mu$  breit sind; die Fasern der zwischen diesen beiden Schichten liegenden schiefgekreuzten Lage sind noch etwas feiner als die Ringfasern und durch viel breitere Intervalle als letztere voneinander getrennt.

Die Rüsselscheide (Fig. 6 *Rt*) ist eine Einstülpung des gesamten Integumentes, mit geringerer Höhe des Epithels und spärlicheren Rhabditen, sowie einer gegen die Insertion an den Rüssel allmählich abnehmenden Dicke der Basalmembran. Diese fehlt auf dem Rüssel (*R*) vollständig, dagegen ist hier die sehr niedrige und der Kerne ganz entbehrende Epithelialschicht erfüllt von glänzenden ovalen Rhabditen, wie man namentlich am lebenden Objekte (Taf. VI, Fig. 2) wahrnimmt. Der Muskelzapfen des Rüssels besteht zunächst aus einer ihn umhüllenden Muscularis, die eine äußere Längs- und innere Ringfaserlage (Fig. 6 *rm*) aufweist, und der Masse der von der Wand der Muscularis zum Rüsselepithel ziehenden sog. Radiärfasern. Die letzteren kann man bei der vorliegenden Art gruppieren in die zentralen (*Rm*) und die peripheren (*Rm*). Die zentralen stellen die Achse des Rüssels dar und ziehen von der Basis des Muskelzapfens zur Rüsselspitze. Sie zeichnen sich durch ihre Dicke und ihre lockere

Anordnung aus und umschließen in den so entstehenden Lücken Kerne ganz ohne oder mit geringen Plasmamassen (*Rmk*). Die peripheren, von der Seitenwand des Muskelzapfens zu der Seitenwand des Rüssels ziehenden Fasern sind feiner und zu kompakten Bündeln vereint, in denen nur wenige Kerne wahrgenommen werden. Als ein Novum in der Anatomie des Rüssels der Polycystididen erscheint der gewaltige Ringmuskel (*Rm<sub>r</sub>*), welcher die Grenze zwischen Rüssel und Muskelzapfen bezeichnet. Seine Fasern sind die stärksten des ganzen Rüssels, sie liegen dichtgedrängt und ihr Querschnitt läßt in ihnen röhrlige, aus einer kontraktilen Rinde und zentralem Sarkoplasma bestehende Gebilde erkennen<sup>1</sup>. Der Apparat zum Vorstoß und zur Zurückziehung des Rüssels umfaßt folgende Gruppen von Muskeln: 1) Den Kranz der Radiärmuskeln, welche vom Integumente des Vorderendes des Körpers an den Muskelzapfen herangehen (*rdm*). Diese halten den Rüssel in seiner Lage, werden ihn aber schon nach ihrer Verlaufsrichtung bei der Kontraktion nach vorn ziehen, namentlich dann, wenn ihre Fasern, wie hier, zum Teil bis an die Basis des Muskelzapfens zurückgreifen (Fig. 7 *rdm*); 2) die langen Rüsselretractoren, deren hier zwei vorhanden sind. Sie entspringen etwa im Beginne des letzten Körperdrittels mit breiter Wurzel von der Seitenwand des Körpers (Fig. 7 *Rr*) und gehen etwa unterhalb der Augen an die seitlichen Partien der Basis des Muskelzapfens heran (*Rr*), wie man schon am lebenden Tiere sehen kann; 3) die Retractoren und Dilatatoren der Rüsselscheide (Fig. 2 *rdm*). Dieselben sind ähnlich verteilt wie die Radiärmuskeln, entspringen auch vom Integumente, ziehen aber nach vorn, um sich an der Rüsselscheide zu inserieren; 4) die kurzen Retractoren des Integumentes der Rüsselöffnung (*Rh*). Sie sind nicht zu größeren Bündeln vereint, sondern ziehen als einzelne, von der Längsfaserschicht des Hautmuskelschlauches abzweigende Fasern ringsum von der Rüsselöffnung an das Integument der Rüsselregion des Körpers; 5) die langen Retractoren der Haut. Deren sind hier vier vorhanden, ein dorsales (Fig. 6 *Rhd*) und ein ventrales (Fig. 8 *Rhv*) Paar. Sie entspringen nahe dem hinteren Körperende mit breiter Wurzel und inserieren sich etwa in der Höhe des hinteren Endes der Rüsselscheide an das Integument. An konservierten Exemplaren ist hier überall die Haut etwas eingezogen und im Leben dürfte die Freilegung der Rüsselspitze in erster Linie auf die Aktion dieser Muskeln zurückzuführen sein.

<sup>1</sup> Vgl. GRAFF, Monogr. Turbell. II., S. 86.



Die äußere Mundöffnung (Taf. VI, Fig. 2 *m*), von Secretpföpfchen besetzt, liegt am Beginn des zweiten Körperdrittels und es strahlen von ihr radiäre Muskelfasern aus, durch welche sie auffallende Verschiebungen erleidet. Der sehr große Vorraum, die Pharyngealtasche (*pht*), in welche der äußere Mund hineinführt, kommt auf diese Weise bald direkt unter den Pharynx, bald vor oder hinter denselben zu stehen. Das dorsale Ende der Pharyngealtasche inseriert sich in nächster Umgebung des Pharynxmundes (*phm*) und bei den Verschiebungen der Pharyngealtasche kann man bisweilen den äußeren Mund, den Pharynxmund und die Öffnung des Pharynx in den Darm, den Darmmund (*dam*) hintereinander sehen. Der Pharynx selbst ist durch sechs radiäre Muskelbündel (*phm*) an das Integument befestigt. Der weite Darm (*da*) erstreckt sich hinten bis zum Atrium genitale, vorn bis zum Gehirn und entsendet jederseits ein seitliches Divertikel (*da<sub>„</sub>*) bis zur Basis der Rüsselpapille. An konservierten Objekten sind diese Divertikel eingezogen und an Schnittpräparaten fällt die Tatsache auf, daß der auf den Darmmund folgende Anfangsteil des Darmes eine Anhäufung von Körnerkolben (Taf. V, Fig. 6 *kk*) enthält, die eine Art Klappe herstellen und so vom Darmlumen einen Oesophagealteil abschnüren (Fig. 7 *da<sub>„</sub>*).

Obgleich die Quetschpräparate sehr durchscheinend sind, so gelang es mir doch nicht, über die Geschlechtsorgane an solchen allein ins klare zu kommen. So ist die Darstellung derselben in Taf. VI, Fig. 2 kombiniert aus der Beobachtung lebender Objekte und einer Serie von Flächenschnitten (Taf. V, Fig. 6—8, vom Rücken zum Bauche aufeinanderfolgend).

Die Geschlechtsöffnung (Taf. VI, Fig. 2 *gö*) liegt nahe dem Hinterende auf der Ventralfläche und ist von radiären Muskelfasern umgeben. Das Atrium genitale beginnt mit einem etwas erweiterten Vorraume (*ag*), der sich, nach oben steigend, zu einem Röhrehen (*ag<sub>„</sub>*) verengt und dann zu einem größeren, von ringsumher die eosinophilen Schalendrüsen (*ad*, vgl. auch Taf. V, Fig. 8) aufnehmenden Hohlraume (*ag<sub>„</sub>*) erweitert. In diesen mündet von rechts zunächst der Stiel des Uterus (*u*), von vorn her in der Mitte der männliche Genitalkanal (*gc*) und von links der sehr kurze weibliche, welcher durch die unmittelbar vor der Einmündung erfolgende Vereinigung des Bursastieles (*bst*) mit dem Ductus communis (*dc*) entsteht.

Der männliche Apparat besteht aus den beiden, neben dem Gehirn beginnenden Hoden (*te*), von deren hinteren, keulenförmig anschwellenden Ende, kurz hinter dem Pharynx, mediad die Vasa

deferentia (*vd*) abgehen. Diese münden mit einem kurzen gemeinsamen Endstücke (Ductus seminalis) in das Copulationsorgan, nachdem sie vorher je eine ovale Anschwellung (*vd*) erfahren haben. Von der am blinden Ende des Copulationsorgans (das an dem konservierten Exemplare nach der Bauchseite gekrümmt war und daher erst an dem untersten der abgebildeten Schnitte Taf. V, Fig. 8 zu sehen ist) befindlichen Einmündung des Ductus seminalis setzt sich in das Innere des Copulationsorgans ein Rohr, der Ductus ejaculatorius (*de*), fort, welches aber nicht bis zur Spitze der konischen Penisapille reicht, sondern schon an der Basis derselben freendet (vgl. Taf. V, Fig. 6 u. 7). In der Umgebung des Ductus seminalis münden die drei großen Büschel von Körnerdrüsen, das vordere (*kd*) und die beiden seitlichen (*kd*), in das Copulationsorgan (vgl. Taf. V, Fig. 8). Ihr Secret (*ks*) bildet Stränge, die stellenweise, besonders häufig an ihrem Vorderende, birnförmig angeschwollen sind (Taf. VI, Fig. 7). Diese Stränge umgeben den Ductus ejaculatorius und erfüllen das Copulationsorgan bis zur Penisspitze, im Penis selbst gemischt mit Spermatozoen (Taf. V, Fig. 6). Das Copulationsorgan ist sehr muskulös und besitzt eine äußere Längsfaserlage und zwei innere, schiefgekreuzte Lagen von starken Spiralfasern (in Taf. VI, Fig. 2 sind nur rechts beide Lagen eingezeichnet), die aber in dieser Verlaufsrichtung nicht auf den Penis (*pe*) übergehen, welcher an ihrer Stelle starke Ringfasern besitzt. Der frei in das trichterförmig erweiterte Vorderende des Genitalkanals hineinragende Penis ist an der Stelle, wo sich der Genitalkanal auf ihn umschlägt, durch eine Einschnürung vom Rest des Copulationsorgans abgesetzt. Wie der Genitalkanal (Fig. 2 *gc*) selbst von einer feinen, zierliche Fältchen aufweisenden Chitinmembran ausgekleidet ist, so setzt sich diese nicht bloß auf die Außenwand, sondern auch auf die bis zur Penisbasis hineinreichende und hier frei endende Einstülpung des Penis fort, und ist im ganzen Bereiche des Penis mit feinen Stacheln besetzt. Taf. VI, Fig. 4 u. 5 stellt die Stachelbekleidung des Penis dar. Das innere Rohr besitzt die längsten ( $8\ \mu$ ) Stacheln. Dieselben erscheinen als fein zugespitzte, schwach gekrümmte platte Stacheln, welche in ihrer natürlichen Lage (*a*) auf der dem distalen Ende des Penis zugekehrten Seite einen Kiel besitzen. Ihr basales Ende ist durch eine Einkerbung in zwei Wurzelfortsätze ausgezogen, mittels welcher sie der unterliegenden Chitinmembran aufsitzen (*a*). Bei *b* (Fig. 4) werden die Stacheln kürzer ( $6\ \mu$ ), aber flach und breiter und gehen von der Penis-Mündung in die drehrunden Häkchen der Außenwand

über, welche bei *c* am längsten ( $4\ \mu$ ) sind, aber gegen die Penisbasis (*d*) immer kleiner werden.

Der weibliche Apparat besteht zunächst aus zwei, seitlich hinter den Hoden beginnenden, langgestreckten Dotterstöcken, die im Leben mehr oder weniger tief eingeschnitten sind (Taf. VI, Fig. 2 *vi*). Die Schnitte (Taf. V, Fig. 6 u. 7) zeigen sie verbreitert, ihre Tunica propria im Gegensatze zu jener der Hoden nur stellenweise erhalten und die einzelnen Dotterzellen nur lose zusammenhängend. Diese Gestaltung dürfte eine Wirkung der starken Kontraktion und der dabei erfolgenden Zerreißung der Tunica propria sein. Hinten konvergieren die Dotterstöcke und vereinen sich zu einem gemeinsamen Endabschnitte (*vid*). Die paarigen Keimstöcke (*ge*) sind mit ihrem blinden Ende nach hinten gerichtet, konvergieren nach vorn und münden unmittelbar nach der Vereinigung ihrer Ausführungsgänge (*ged*) in das birnförmig angeschwollene muskulöse Receptaculum seminis (*rs*), dessen Stiel einen starken Sphincter (*sph*) besitzt, kurz ehe sich derselbe mit dem Dottergange zum Ductus communis (Taf. V, Fig. 7 u. Taf. VI, Fig. 2 *dc*) verbindet. Der Ductus communis verläuft ventral vom Bursastiele (*bst*), um mit diesem erst dicht an der Einmündungsstelle in das Atrium zusammenzufließen. Die Bursa copulatrix fällt als der umfangreichste und mit den dicksten Wandungen versehene Teil des weiblichen Apparates an Quetschpräparaten zunächst auf. Ihre Muscularis ist (Taf. V, Fig. 6 *bc*) von einer äußeren, aus verfilzten schiefgekreuzten Fasern bestehenden, und einer inneren, aus mehrschichtigen Ringfasern zusammengesetzten Lage aufgebaut. Beide Muskellagen sind am dicksten im keulenförmig angeschwollenen blinden Ende der Bursa copulatrix, überziehen aber auch in ansehnlicher Mächtigkeit den Bursastiel (*bst*). Sowohl im Leben wie an konservierten Objekten erscheint die innere Wand der Bursa vielfach gefaltet. Sie ist mit einem dichten Besatze von feinen Chitinspitzen (Taf. VI, Fig. 6) versehen, deren jede eine basale kugelige Anschwellung besitzt. Im Fundus der Bursa selbst sind diese Chitinspitzen am längsten (bis  $2\ \mu$ ), während ihre Länge gegen das distale Ende des Bursastieles auf weniger als  $1\ \mu$  sinkt.

Für die Entfaltung des Bindegewebes ist wenig Raum geboten und nur über und hinter dem Gehirne finde ich eine zusammenhängende Masse eines zelligen Gewebes (Taf. V, Fig. 6 *bg*), das aus einem netzartigen Fasergewebe besteht, dessen Maschen von Plasmamassen mit eingestreuten Kernen ausgefüllt sind. In den übrigen freibleibenden Körperlücken — besonders unterhalb des Integumentes

— sind neben Muskeln zarte verästelte Faserzüge mit eingestreuten runden bis spindelförmigen Kernen ( $k-k_{,,}$ ) und daneben teils rundliche freie ( $x$ ), teils spindelförmige, dem Integumente anliegende Zellen ( $x_{,}$ ) zu sehen, deren Bedeutung mir unklar blieb. Die großen ovalen, bis 48  $\mu$  langen Zellen ( $x_{,,}$ ) mit dem violett tingierten grobkörnigen Plasma, den chromatinarmen Kernen und ihren, im Gegensatz zum Chromatin, eosinophilen großen Kernkörperchen halte ich für identisch mit den Gregarinen, welche ich in großer Zahl aus dem Darm und der Leibeshöhle zerquetschter frischer Tiere isolieren konnte. Von diesen Einschlüssen zu unterscheiden sind die Gruppen großer und kleinerer birnförmiger Zellen ( $dr_{,}$ ), die hinter und über dem Gehirne liegend, an die Stäbchenbildungszellen der mit adenalen Rhabditen versehenen Rhabdocölen erinnern. Meist ist aber gar kein Plasmaeinschluß in denselben wahrzunehmen und nur hier und da findet sich eine von ihnen erfüllt mit tiefroten Körnchen. Die verjüngten Enden dieser birnförmigen Zellen sind (ebenso wie bei den entsprechenden Drüsen von *Gyratrrix hermaphroditus*, vgl. S. 138) nach vorn gegen die Rüsselbasis gerichtet, ohne daß jedoch bis jetzt ein Zusammenhang mit dem Rüssel nachgewiesen wäre.

Vom Exkretionssystem habe ich sehr häufig, besonders im Vorderkörper, seltener im Hinterende, einzelne Teile der Hauptkanäle gesehen, die Mündungen jedoch weder an lebenden Objekten noch in den Schnitten auffinden können.

2. Genus *Polycystis* Köll. (*Macrorhynchus* Graff)<sup>1</sup>: Polycystididae mit zwei Germarien und von diesen getrennten Vitellarien sowie mit zwei, meist ovalen oder langgestreckten kompakten Hoden. Der Samenbehälter ist gänzlich getrennt von dem, mit einem besonderen Chitinrohr versehenen Secretbehälter. Ohne Giftapparat.

Bei den meisten Arten entbehrt die Mündung des Samenbehälters jeglicher Chitinbewaffnung, bei dreien sind neben dem Stilett des Secretbehälters noch weitere Chitinbildungen vorhanden, welche entweder (wie das große Trichterrohr von *P. intubata*) sowohl das Sperma als das Kornsecret ausleiten oder (wie bei *P. georgii* und *minuta*) ausschließlich der Ausführung des Sperma dienen und sich neben dem Secretrohr in den männlichen Genitalkanal öffnen. Das Chitinrohr des Secretbehälters wird immer nur vom Kornsecret durchflossen.

<sup>1</sup> s. Anm. 2 auf S. 109.

**Polycystis georgii** n. sp. Taf. IV, Fig. 2—3.

Diese, in zwei Exemplaren beim St. Georgskloster nächst Sevastopol gefundene Art erinnert in Größe und Habitus an *Leucon ovatus* Ulj.<sup>1</sup>, ist jedoch pigmentiert und kann auch deshalb nicht mit der genannten Species identifiziert werden, weil diese in bezug auf ihren Geschlechtsapparat nicht genügend bekannt ist. Der 0,36 mm lange Körper ist an beiden Enden abgerundet, hinten etwas breiter als vorn, und erscheint durch ein braunes Pigment marmoriert, wozu noch die hellgelbe Farbe der perivisceralen Flüssigkeit hinzukommt. Der Rüssel (Fig. 2 *R*) ist auffallend groß, an seiner freien Spitze mit glänzenden rundlichen Körpern besät und mit einem entsprechenden Muskelzapfen (*Rm*) versehen. Unmittelbar hinter den Muskelzapfen finden sich die beiden Augen (*au*) mit ihren, aus groben, gelbbraunen Körnern bestehenden Pigmentbechern, die nur um wenig weiter voneinander abstehen als vom Seitenrande. Der Pharynx (*ph*) liegt vor der Körpermitte, die von einer Drüsenrosette (*ad*) umgebene Geschlechtsöffnung an der Grenze zwischen dem 3. und 4. Viertel der Länge. Vom Genitalporus führt der Genitalkanal (*gc*) nach vorn, um zunächst die beiden rundlichen Keimstöcke (*ge*, *ge*,) und weiter vorn, an seinem blinden Ende, den männlichen Apparat aufzunehmen. Dieser besitzt eine umfangreiche Samenblase (*vs*) und einen bedeutend kleineren Secretbehälter (*vg*), die Ausführungsgänge beider konvergieren zur Basis des mit der Spitze nach hinten gerichteten chitinösen Copulationsorgans. Letzteres setzt sich zusammen aus einem 40  $\mu$  langen Chitinrohr (Fig. 2 und 3 *chg*), dessen in einem stumpfen Winkel abgebogene, distale Hälfte ein fein zugespitztes Stilet darstellt. An der konkaven Seite liegen diesem Chitinrohr mehrere Chitinplatten an. Proximal eine, wie es scheint, einheitliche Platte (*chs*), welche wahrscheinlich eine Halbrinne bildet, deren Ränder dem Chitinrohr *chg* anliegen. Distal von dieser Platte liegt ein Paar trapezförmiger Platten (*chs*,), deren kürzeste Seite dem Rohr anliegt, während die längste unterhalb desselben frei absteht. Bei dem zweiten Individuum (Fig. 3) schloß sich an die trapezförmigen Platten noch ein Paar kleiner halbmondförmiger Endplatten (*chs*,,) an. Während nun das Chitinrohr den Ausführungsgang des birnförmigen Secretbehälters aufnimmt, geht der Ductus ejaculatorius (*de*) der Samenblase unterhalb des Rohres in die Halbrinne (*chs*) und ergießt das Sperma

<sup>1</sup> ULJANIN, I. c., p. 20. tab. V, fig. 8.

zwischen die paarigen Chitinplatten. Über die Gestalt der Hoden und des Dotterstockes kann ich nichts sagen, dagegen fand ich in der Nähe der beiden Keimstöcke eine große Bursa seminalis (*bs*).

**Polycystis nägeli** Köll.<sup>1</sup> Taf. IV, Fig. 4—5.

Diese weitverbreitete Art ist neuerlich durch PEREYASLAWZEWA<sup>2</sup> auch anatomisch untersucht worden. PEREYASLAWZEWA polemisiert zugleich (p. 275—277) gegen die Vereinigung der vorliegenden Species mit *Prostomum Kefersteinii* Clap.<sup>3</sup> und behauptet, daß der gelbe Medianstreif ein Charakteristikum der CLAPARÈDESchen Form und daß mit demselben eine andre (schaufelförmige) Gestalt des freien Endes des chitinösen Secretrohres kombiniert sei. Indessen findet sich bei PEREYASLAWZEWA keine Abbildung dieser Eigentümlichkeit und überdies hat GAMBLE<sup>4</sup> bei Plymouth die Varietät mit dem gelben Medianstreif untersucht und das variable Chitingebilde genau so gefunden, wie ich es seinerzeit beschrieb und nur eine weitere Aberration mit einem doppelten Endhaken dazu mitgeteilt. Damit sind die Einwendungen gegen die Identifizierung der beiden Formen gegenstandslos geworden.

Ich habe seither diese Species bei Windnaespollen auf Sartorö, Orotava, Ancona und Sewastopol (Kriegshafen und St. Georgskloster) gefunden und konnte meine frühere Darstellung in allen Punkten bestätigen. Bei Sewastopol fand ich die in Fig. 4 gezeichnete Variante des Secretrohres mit dem eigentümlich ausgekerbten Rande desselben. In Fig. 5 zeichne ich die Bursa seminalis, wie sie mir einmal untergekommen, in zwei durch eine Einschnürung geschiedene Abschnitte geteilt, deren kleinerer vorderer bloß Sperma (*sp*) enthält, während in den größeren hinteren bloß ein Divertikel (*sp*) der Spermasmasse hineinragt, umgeben von einer hellen, von Körnchenhaufen durchsetzten Flüssigkeit (*s*). Zudem war der Anfang des muskulösen Ausführungsganges hier geschmückt mit einem Kranze hellglänzender Körnchen (*k*), die aber nichts andres als Tröpfchen eines zähflüssigen Secretes

<sup>1</sup> In den Verh. Schweizer. Naturf. Ges., Vers. zu Chur 1844 (Chur 1845), S. 97, lautet die Schreibung des Speciesnamens *nägeli*, im Separatabdruck, S. 13, dagegen *nægeli*. In meiner Monographie, wo (I. S. 322) diese Art eingehend behandelt ist, hatte ich die letztere adoptiert.

<sup>2</sup> l. c., p. 273, tab. X, fig. 63f, XI, fig. 67a—j, XII, fig. 70.

<sup>3</sup> Ed. CLAPARÈDE, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere. Leipzig 1863. S. 16. tab. III, fig. 1—6.

<sup>4</sup> Contributions. p. 462. tab. XXXIX, fig. 5, XL, fig. 15.

darstellen. Den gelben runden Kokon fand ich 0,5 mm breit, dessen mit einer kleinen Kreisscheibe endenden Stiel 32  $\mu$  lang. Zu bemerken wäre schließlich, daß das Hinterende Klebzellen trägt.

**Polycystis crocea** (O. Fabr.). Taf. IV, Fig. 6—7.

Während diese Art bisher nur von den nordeuropäischen Küsten bekannt war, habe ich sie nun auch bei Triest und Orotava gefunden. Doch erreicht sie hier nicht die Größe wie im Norden, wo ich bei Follesö (auf Askö) Exemplare von 2,5 mm Länge und bis 0,5 mm Breite, bei Alexandrowsk und Pala Guba sogar solche von 3 mm Länge gefischt habe. Das Tier verkriecht sich mit Vorliebe im feinen Sande und hält sich auch ohne Durchlüftung und Wasserwechsel 4—5 Tage frisch in den Gefäßen, vorausgesetzt, daß dieselben genug Nahrung darbieten. Ihre Organisation stimmt im wesentlichen mit jener von *P. nügeli*: wie dort ist ein weiblicher Genitalkanal vorhanden, der sich nach hinten in eine Bursa seminalis fortsetzt, deren Stiel von den Seiten her die, wie es scheint, jederseits in einen kurzen Ductus communis zusammenfließenden Ausführungsgänge der Keimstöcke und der Dotterstöcke aufnimmt. An Exemplaren von Pala Guba fand ich die in Fig. 6 und 7 dargestellten Varianten des Secretrohres. Dieselben bieten zunächst das Eigentümliche, daß das durch eine feine Linie (bei  $\times$ ) abgesetzte distale Ende des Rohres einen Längsschlitz (*sl*) aufweist und sich nur mit einer Seite an der Bildung der spiralen Spitze (Fig. 6) beteiligt. In einem andern Falle (Fig. 7) sind die Ränder dieses Schlitzes mit feinen Stacheln (*s/s*) besetzt, gleichsam ausgefranst, während die in zwei Kanäle ausgehende<sup>1</sup> spirale Spitze an der konvexen Außenseite eines jeden Kanals zwei verstärkte Leisten trägt, von denen die im Verhältnis zur Achse der Spirale äußere (*l* und *l*) glatt ist, während die innere Leiste (*ll* und *ll*) mit spitzen Zähnen besetzt erscheint. Die Zähne sind hier doppelt so groß als bei der gewöhnlichen typischen Form dieses Chitingebildes. Auch fällt bei dieser Variante die kragenförmige Ringleiste (*kr*) an der Basis des Sekretrohres auf.

**Polycystis mamertina** (Graff). Taf. IV, Fig. 8—9.

Wie schon oben (S. 121) erwähnt wurde, hat FUHRMANN mit Recht seinen *Macrorhynchus coeruleus*, sowie den *Gyrator (Progyrator) reticulatus* Sekera mit der vorliegenden Species identifiziert. Derselbe hat auch eine vollständige Darstellung der Anatomie gegeben

<sup>1</sup> Vgl. Monogr. Turbell. I. tab. X, fig. 14.

und gezeigt, daß der Bau dieser Art im wesentlichen mit jenem der beiden vorher beschriebenen übereinstimmt. Als bemerkenswerteste Abweichung erscheint nur die Anschwellung des Ductus ejaculatorius zu einer Samenblase und die topographische Lagerung der weiblichen Organe, die hier vor der Geschlechtsöffnung angebracht sind. An einem glücklichen Präparate (Fig. 8), das im übrigen FUHRMANN'S Angaben bestätigt, fand ich die Keimstücke (*ge*) und den weiblichen Genitalkanal (*dc*) ventral, darüber die Bursa seminalis (*bs*) mit ihrem, durch einen muskulösen Sphincter (*sph*) ausgezeichneten Ausführungsgang, dann die Samenblase (*vs*) und zu oberst den Secretbehälter (*vg*) mit seinen Drüsen (*kd*) und dem, sowohl in der Art seiner Krümmung, wie auch in der Beschaffenheit seines trichterförmigen Basalteiles variierenden Chitinrohr (*ch*). Fig. 9 stellt ein besonderes zierliches Stilett dar, welches ich an einem Exemplar von Sewastopol beobachtete. Der männliche Genitalkanal (*gc*) ist von einem Drüsenepithel ausgekleidet, dessen einzelne Zellen knopfförmig in das Lumen vorspringen; die Einmündung der Samenblase in denselben fand ich mehr distal, etwa halbwegs zwischen dem blinden Ende und der als Papille (*gcp*) in das Atrium commune (*ag*) vorspringenden Spitze des männlichen Genitalkanals.

Ich kenne *P. mamertina* nun auch noch von Orotava (wo sie die häufigste Kalyptorhynchie ist und durch ein körniges Epithelpigment und Fettröpfchen des Darmes meist rötlichgelb erscheint), Banyuls-sur-Mer, Villefranche-sur-Mer, dem Lago grande auf Meleda (dort ebenfalls sehr häufig) sowie Lesina. Zu den schon von FUHRMANN und SEKERA mitgeteilten Farbenvarianten erwähne ich, daß an der zuletztgenannten Lokalität im April ganz farblose geschlechtsreife Exemplare schon von 0,7 mm Länge an gefunden wurden.

#### *Polycystis intubata* n. sp. Taf. IV, Fig. 19—20.

Zwischen Zosteren der Striletzki-Bucht des Hafens von Sewastopol fand ich eine 1 mm lange, mit zwei schwarzen Augen versehene Polycystide von hellgelber Farbe, deren Copulationsapparat von jenem aller übrigen Arten auffallend abweicht. Der Secretbehälter (Fig. 19 *vg*) besitzt ein, im ganzen trichterförmiges Chitinstilett, welches aus drei Teilen, einem erweiterten Trichter (*chg*), einem engeren Röhrchen (*chg*) und einer schwach gebogenen Spitze (*chg*,,) besteht. Die Spitze des 16  $\mu$  langen Secretstilettes ragt in den großen Trichter eines mehrmals längeren Chitinrohres (*chs*) hinein, in welches auch der Ductus ejaculatorius mündet. Der Trichter dieses gemeinsamen Chitingebildes



setzt sich in ein, fast in ganzer Länge gleich weites, Rohr fort, welches stumpf endet und dicht hinter seiner Spitze (bei \*) eine Öffnung besitzt. Bei einem Exemplar war das Rohr halbkreisförmig nach vorn gekrümmt (Fig. 19), bei dem andern bildete es einen vollständigen Spiralenumgang, so daß die Spitze nach dem Hinterende gerichtet war (Fig. 20). Die Geschlechtsöffnung liegt dicht hinter der Körpermitte, jederseits des Geschlechtsporus findet sich ein birnförmiger Keimstock, der Dotterstock scheint netzartig verästelt zu sein.

**Polycystis minuta** (Ulj.). Taf. IV, Fig. 10—18.

Ich zweifle nicht daran, daß die angeführten Figuren sich auf ULJANINS *Rogneda minuta*<sup>1</sup> beziehen und daß die von PEREYASLAWZEWA als *Macrorhynchus minutus*<sup>2</sup> beschriebene Form die gleiche Species ist, was allerdings weniger aus der, in der relativen Größe der Organe gänzlich verzeichneten Abbildung, als aus der Beschreibung PEREYASLAWZEWA'S hervorgeht. Es ist dies die kleinste Kalyptorhynchie, die ich bei Sewastopol gefunden habe und zugleich die häufigste Rhabdocöle, die mir daselbst unterkam. Wenn ich trotzdem nicht über alle Punkte ihrer Organisation ins Reine gekommen bin, so liegt dies daran, daß die so außerordentlich variablen und schwierig zu untersuchenden chitinösen Copulationsorgane mich immer wieder anzogen, und manches vernachlässigen ließen, was bei der großen Anzahl der untersuchten Exemplare sonst unschwer ins klare zu bringen gewesen wäre. Mein Material stammt hauptsächlich aus der Panajotbucht.

Die meisten geschlechtsreifen Exemplare waren 0,4—0,48 mm lang und nur selten näherte sich die Länge 1 mm, wie dies auch meine Vorgänger angeben. Die farblose 4  $\mu$  dicke Haut enthält spindelförmige Rhabditen, deren Länge selten die Dicke der Haut erreicht. Ein, in der Menge allerdings sehr variierendes Element der Färbung bilden verästelte Häufchen eines braunen Parenchympigments (Fig. 10 *pi*), neben welchem der wechselnde Darminhalt (*da*) — meist schmutziggrün mit rotgelben Fettkügelchen — in Betracht kommt. Wie schon PEREYASLAWZEWA erwähnt, ist das Vorderende mit dem Rüssel viel schlanker als der verbreiterte Hinterkörper und wird tastend ausgestreckt. In Fig. 11 habe ich ein frei schwimmendes Tier abgebildet, bei welchem der Rüssel mit dem Gehirn fast das

<sup>1</sup> l. c., S. 22, tab. V, fig. 7.

<sup>2</sup> l. c., p. 282, tab. V, fig. 33, X, fig. 63 *g*, XI, fig. 66 *a—k*.

ganze erste Körperdrittel ausmacht und der Mund in den Beginn des zweiten Drittels zu liegen kommt. Wie sehr sich an Quetschpräparaten das Vorderende retrahiert und der Rest des Körpers verbreitert, lehrt ein Vergleich mit Fig. 10. Die Spitze des Rüssels (*R*) ist von einer äußerst dünnen und jeglicher Einlagerung entbehrenden Epithelialschicht überzogen, während seine Basis (*R<sub>s</sub>*) eiförmige glänzende Körperchen enthält. Sein Muskelzapfen (*Rm*) ist von normalem Umfange und dicht hinter demselben findet sich das Gehirn (*g*) mit den beiden nierenförmigen oder elliptischen schwarzen Augen (*au*), die voneinander nicht viel weiter entfernt sind, als vom Seitenrande. Den dicht hinter dem Gehirn angebrachten Pharynx (*ph*) finde ich verhältnismäßig klein, während PEREYASLAWZEWA ihn als »énorme« bezeichnet. Die Geschlechtsöffnung (*gö*) liegt nahe dem Hinterende des Körpers und führt in ein kugeliges Atrium (Fig. 10 *ag*), welchem von ringsumher das grobkörnige Secret der Atriumdrüsen (*ad*) zuströmt. Vom Atrium geht ein, an beiden Enden durch Einschnürungen abgesetztes, kurzes Rohr (*ag<sub>1</sub>*) nach vorn, an welches sich ein überaus weiter, vielfach ausgebuchteter, muskulöser Sack (*ag<sub>2</sub>* + *ag<sub>3</sub>*) anschließt, dessen vorderes Ende fast bis zur Körpermitte reicht. Sein blindes Ende (*u*) dient als Uterus, wie Fig. 11 lehrt, wo in demselben ein Cocon (*C*) enthalten ist. Von der Ventralseite mündet in diesen Sack der kugelige Bulbus der, die Basis der Chitinteile des Copulationsorgans umschließenden, Penismuskulatur (*pm*). Es sind hier zwei Chitingebilde vorhanden, deren Form eine, sonst nirgends zu beobachtende Variabilität aufweist, wie ein Blick auf Fig. 10—17 lehrt. Im einfachsten Zustande (Fig. 17) hat man es mit zwei Röhren zu tun, einer distalen, hakig gebogenen (*chs*), mit erweiterter Basis (*chs<sub>s</sub>*) und einer scharfen Spitze, hinter welcher in der Konkavität (bei \*) die kleine Mündung liegt. Das proximale Rohr (*chg*) ist leicht S-förmig gekrümmt und erweitert sich ebenfalls zur Basis, welche aber meist keine ganzrandige Öffnung besitzt, sondern an der einen (dorsalen) Seite mit einem kürzeren oder längeren Schlitz versehen ist. Das freie Ende dieses zweiten Rohres ist innerhalb der hakigen Krümmung des distalen geborgen, wobei die Spitzen beider nahe beisammen liegen. In der natürlichen Lage nehmen diese Chitinteile die Medianebene ein, das proximale ventral, das distale dorsal gelegen und mit ihren freien Spitzen der Geschlechtsöffnung zugekehrt; in Quetschpräparaten werden sie bald nach rechts, bald nach links umgelegt. Aus Fig. 10 ist zu ersehen, daß von der Basis des proximalen Rohres *chg* ein Kanal gegen die Vesicula granulorum

(Secretbehälter *vy*) hinzieht, so daß dasselbe als Secretrohr, das distale dagegen als Samenrohr anzusprechen wäre, wenn ich gleich die Samenblase und ihre Verbindung mit dem zugehörigen Chitinrohre nicht gesehen habe. Die Variation der Chitinrohre betrifft: 1) die Form und Krümmung der freien Spitzen sowie die Art der Mündung derselben, hinsichtlich welcher ich auf Fig. 12—17 verweise, 2) die Gestalt ihrer Basis und 3) das Auftreten accessorischer Chintenteile. Während in Fig. 10, 12 und 17 die Basis des Secretrohres (*chg*) sich weit nach vorn über die Basis des Samenrohres (*chs*) hinaus verlängert, bieten die in Fig. 14 und 15 dargestellten Fälle das entgegengesetzte Verhalten, indem hier das Secretrohr nur halb so lang ist als das, mit einem langen Stachel (*chs*,) über seine basale Mündung hinaus nach vorn verlängerte Samenrohr. In Fig. 11 und 13 sind beide Chitinröhren in gleicher Weise mit solchen Stacheln (*chg*, und *chs*,) versehen, die aber in diesen Fällen von den freien Enden (*chg* und *chs*) durch ein Gelenk abgegliedert sind. Fig. 13 erinnert unter allen von mir abgebildeten Varianten am meisten an die von ULJANIN und PEREYASLAWZEWA gegebenen Darstellungen, Fig. 11 bietet dagegen die von mir nur einmal beobachtete Variante einer Bifurkation des basalen Stachels des Secretrohres. Als accessorische Chintenteile bezeichne ich a) die gabelförmige Chitinleiste, welche bisweilen der Basis des Samenrohres anliegt (Fig. 14 und 15 *f*) und b) den Chitinfaden (*co*), welcher bald von dem Ende des Samenrohrstachels zur Basis des Secretrohres herunterzieht und dieses umschlingt (Fig. 14 und 15), bald die Spitzen beider Stacheln miteinander und mit der Basis des Samenrohres verbindet (Fig. 13). Ich habe hiermit nur die auffallendsten Varianten der Chintenteile beschrieben und überlasse es späteren Forschern, die Funktion dieser Gebilde im einzelnen zu ergründen. Um eine Vorstellung von der Größe des ganzen Apparates zu geben, erwähne ich nur, daß die Gesamtlänge des in Fig. 15 abgebildeten 0,1 mm betrug.

Die Basis beider Rohre wird durch eine kugelige Muskelmasse (Fig. 10, 15 und 17 *pm*) zusammengehalten und in Fig. 13 sind besondere, von der Basis der Rohre entspringende Spezialmuskeln (*m* und *m*,) sowie ein die freien Spitzen der beiden Rohre verbindender Muskel (*m*,,) eingezeichnet.

Die beiden seitlichen Hoden (Fig. 10 *te*) beginnen gleich hinter dem Gehirn und erstrecken sich bis an den Beginn des letzten Körperviertels. Sie sind häufig durch den Darm und die Dotterstocksläppchen verdeckt. Die Vasa deferentia gehen vom hinteren Ende

der Hoden ab, krümmen sich dann nach vorn und schwellen etwa in der Mitte der Körperlänge zu wurstförmigen Massen (*vd.*) an, welche mediad konvergieren und dann nach hinten umbiegen. ULJANIN, der diese Anschwellungen der Vasa deferentia als Hoden beschreibt, sah sie in eine, an der Basis der Chitinrohre liegende, kugelige Samenblase einmünden. PEREYASLAWZEWA gibt an, zwei Dotterstöcke und zwei Keimstöcke, sowie die Körnerdrüsen des männlichen Apparates gesehen zu haben, zeichnet letztere jedoch viel zu groß (fast von  $\frac{1}{3}$  Körperlänge!). Ich habe die reich verästelten Dotterstöcke in Fig. 10 nicht eingezeichnet, dagegen wohl die im Hinterkörper zu seiten der Geschlechtsöffnung liegenden ovalen Keimstöcke (*ge*). Der in Fig. 11 dargestellte Cocon stellt eine Kugel von 0,1 mm Durchmesser mit einem 12  $\mu$  langen und 8  $\mu$  breiten Stiele (Fig. 18 *st*) dar, welcher in einer runden Platte (*p*) endet. Die Platte hat einen Durchmesser von 64  $\mu$  und zeigt, indem sich die stellenweise dünneren Partien der Schalensubstanz von den dickeren hell abheben, ein zierlich netzartiges Gefüge.

3. Genus *Phonorhynchus* nov. gen.: Polycystididae mit zwei Germarien und von diesen getrennten Vitellarien, sowie mit zwei kompakten Hoden. Der Samenbehälter ist gänzlich getrennt von dem mit einem besonderen Chitinrohr versehenen Secretbehälter. Mit einem in den männlichen Genitalkanal mündenden Giftapparat (Giftdrüsen und Giftstachel).

Ich stelle diese Gattung auf für die von mir früher<sup>1</sup> als *Macrorhynchus helgolandicus* (Metschn.) beschriebene Art, die ich neuerdings nächst der Biologischen Station Bergen und bei Strudshaven (Follesö) häufig gefunden habe. Neben dem Vorhandensein des Giftapparates ist auch die langgestreckte Gestalt der zylindrischen Keimstöcke eine diese Art von allen übrigen Polycystididen unterscheidende Eigentümlichkeit. Dagegen sind die Chitinteile des Copulationsorgans — ein dem Secretbehälter allein dienendes und dazu ein zweites, sowohl das Sperma als auch das Kornsecret ausleitendes Rohr — nach demselben Schema gebaut, wie bei *Polycystis intubata* und *Gyatrix hermaphroditus*.

Aus dem Genfer See hat DUPLESSIS<sup>2</sup> eine, als *Macrorhynchus lemanus* bezeichnete Form beschrieben, von der er sagt, daß sie und

<sup>1</sup> Monogr. Turbell. I. S. 328. tab. IX, fig. 22—30.

<sup>2</sup> G. DUPLESSIS, Notice sur un représentant lacustre du genre *Macrorhynchus* Graff. Zoolog. Anz. XVIII. Jahrg. Leipzig 1895. S. 25.

*Ph. helgolandicus* »ne sont peut être qu'un seul et même animal fort peu modifié par son adaption à l'eau douce«. Indessen beschreibt er<sup>1</sup> so merkwürdige, den Rüssel, das Excretionssystem und den Giftapparat betreffende anatomische Differenzen gegenüber *Ph. helgolandicus*, daß zum mindesten eine besondere Gattung für diese Süßwasserform geschaffen werden müßte. Doch sei damit bis zum Erscheinen einer ausführlichen Publikation gewartet.

### Gyratricidae nov. fam.

Rhabdocoela mit wohlentwickeltem, kegelförmigem Rüssel, der einen kräftigen Muskelzapfen und eine an der Spitze des Vorderendes mündende Scheide besitzt. Mit rosettenförmigem Pharynx und vor der Mitte des Körpers gelegenen Mund. Mit zwei Geschlechtsöffnungen, die weibliche vor der männlichen gelegen und dazu einer dorsalen Begattungsöffnung für die Bursa seminalis. Mit Germarien und von diesen getrennten Vitellarien, sowie kompakten Hoden. Ohne Wimpergrübchen und Statocysten.

Mit dem einzigen Genus *Gyratrix*<sup>2</sup> und der einzigen genügend bekannten Art *G. hermaphroditus*, welche weder dermale noch adenale Stäbchen besitzt. Für alle übrigen bisher zu dieser Gattung gezählten Formen ist es ganz unsicher, ob sie selbst unter obige Familien-diagnose fallen, in welche absichtlich kein die Zahl der Geschlechtsdrüsen betreffender Passus aufgenommen wurde. Insoweit als man im Süßwasser keine Vertreter der andern rüsseltragenden Gruppen kannte, mochte für jede süßwasserbewohnende Kalyptorhynchie die Zugehörigkeit zu *Gyratrix* wahrscheinlich erscheinen. Dies hat jetzt aufgehört und so müssen alle bislang hierhergezählten Formen als *Species dubiae* behandelt werden.

***Gyratrix hermaphroditus* Ehrbg.** Taf. V, Fig. 10—11,

Taf. VI, Fig. 16—17.

Ich zerfalle diese Art in zwei Subspecies, die augentragende *G. hermaphroditus hermaphroditus* Ehrbg. und die augenlose *G. her-*

<sup>1</sup> G. DUPLESSIS, Turbellaires des Cantons de Vaud et de Genève. Étude faunistique. Revue suisse de Géologie, Tom. V. 1897—1898. p. 124.

<sup>2</sup> EHRENBURG hat ohne Grund den von ihm 1831 (Symbolae physicae, Phytozoa Turbellaria fol. c.) aufgestellten Namen *Gyratrix* im Jahre 1836 (Abhandl. Akad. Berlin 1835, S. 178) durch *Gyrator* ersetzt. Nach den internationalen Nomenclaturregeln muß der ältere Name restituiert werden (v. MAEHRENTHAL).

*maphroditus coeca* (Vejd.). Nur von der ersteren soll hier die Rede sein. Ich habe sie in dem wiederholt genannten *Amphioxus*-Grunde beim St. Georgskloster nächst Sewastopol sehr häufig gefunden. Von fünf Exemplaren, die ich genauer untersuchte, hatten vier nur einen Keimstock, eins deren zwei. Die Spitze der Stiletscheide war bei einem in der typischen Weise, wie HALLEZ<sup>1</sup> sie abbildet, abgestutzt, bei dreien war sie in einen gekrümmten Stachel ausgezogen, wie ich<sup>2</sup> sie dargestellt habe, und ein Exemplar trug die Spitze invers, d. h. nicht in der Verlängerung des Scheidenstieles, sondern dieser entgegengesetzt gerichtet (Taf. VI, Fig. 16). Bei demselben Individuum erschien auch die höckerige Beschaffenheit des Scheidenstieles sowie der Basis des Secretstachels (Fig. 17) stärker ausgebildet, als ich sie sonst gesehen.

Im übrigen gebe ich (Taf. V, Fig. 10) die Abbildung eines kombinierten Medianschnittes, welcher dasjenige, was ich schon früher<sup>3</sup> über den Geschlechtsapparat mitgeteilt habe, illustrieren soll. Die Rüsselspitze ist hier in den Muskelzapfen (*Rm*) eingezogen, man sieht die kräftige, aus starken inneren Ring- und schwächeren äußeren Längsfasern bestehende Muscularis (*Rmm*) des Bulbus und die Rüsselscheide (*Rt*), deren Muscularis sowohl in bezug auf die Stärke als auch die Lagerung ihrer Muskelschichten das umgekehrte Verhältnis aufweist. Von den die Bewegungen des Rüssels regelnden Muskeln sind zu sehen: die kurzen Radiärmuskeln, und zwar die an den Muskelzapfen herangehenden und wohl hauptsächlich die Festhaltung desselben in seiner Lage bedingenden (*rdm*), wie die Rückzieher des Integumentes (*Rh*), welchen die Bloßlegung des Rüssels beim Vorstoß zukommt. Hinter dem Rüssel, zwischen ihm und dem Gehirn (*g*), liegen die längst bekannten, aber ihrer Funktion nach noch fraglichen Drüsenbüschel (*dr*, *dr*)<sup>4</sup>. Der Darm (*da*) mit seinen Oesophagealzellen (*da*) und dem großen Pharynx (*ph*), welcher durch radiäre Muskeln (*phm*) an das ventrale Integument befestigt wird, bieten nichts besonders Bemerkenswerthes, und ich kann nicht sagen, was für eine Bedeutung den in der Umgebung der Pharyngealtasche

<sup>1</sup> P. HALLEZ, Observations sur le Prostomum lineare. Arch. Zool. exp. et gén. Vol. II. Paris 1879. tab. XXI, fig. 1, tab. XXII, fig. 1.

<sup>2</sup> Neue Mittheilungen über Turbellarien. Diese Zeitschrift. XXV. Bd. tab. XXVII, fig. 11.

<sup>3</sup> Vorl. Mitth. üb. Rhabdocoeliden I. Die Geschlechtsverhältnisse von *Gyrator hermaphroditus* Ehrbg. Zoolog. Anz. Bd. XXVI. S. 39—41.

<sup>4</sup> s. oben (S. 128, sub *Aerorhynchus sophiae*).

(— dieselbe inseriert sich dicht hinter der freien Mündung des Pharynx —) zerstreuten Drüsenzellen (*z*) zukommt.

Vielleicht sind sie es, welche die Schleimpfröpfchen (Fig. 11 *s*) absondern, die man im Epithel (*ep*) zerstreut vorfindet. Neben letzteren sieht man in der, gleichmäßig ihre ganze Dicke durchsetzenden Faserung der Epithelialschicht keine scharfen Zellgrenzen und nur spärliche tangential gestellte Kerne (*k*), die von den nächst benachbarten durch Zwischenräume von drei und mehr Kernbreiten getrennt sind. Eine fein granulierte dünne Basalmembran (*bm*) trennt das mit einem langen und dichten Cilienkleide (*ci*) versehene Epithel vom Hautmuskelschlauch. In diesem sind die Ringfasern (*rm*) sehr kräftig und durch größere Zwischenräume getrennt als die erheblich schwächeren Längsfasern (*lm*); zwischen beiden findet sich die zarte schiefgekreuzte Faserlage.

Der äußerst feine Porus (Fig. 10 ♀), welcher der weiblichen Geschlechtsöffnung der übrigen digonoporen Rhabdocoela entspricht, liegt im Beginne des letzten Sechstels der Körperlänge, vom Mund etwa doppelt so weit entfernt als vom Hinterende. Er führt in den zylindrischen, schief nach oben und vorn ansteigenden und von langen Cilien (Fig. 11 *ci*,) ausgekleideten weiblichen Genitalkanal (*gc*), von dessen oberem Ende rostrad der Uterus (*u*) abzweigt. Dieser entbehrt der Cilien, trägt aber im übrigen ebenso wie der Genitalkanal (Fig. 11) eine Epithelialschicht mit großen Kernen und eine kräftige Muscularis. In der Umgebung des Geschlechtsporus sind die Längsmuskelfasern des Genitalkanals (*lm*,) verstärkt und seine Ringfasern (*rm*,) zu einem Sphincter (*sph*) angehäuft. Der Uterus (Fig. 10 *u*) war bei einem andern, im übrigen völlig geschlechtsreifen Exemplare noch gar nicht zu erkennen. Er scheint demnach auch bei der vorliegenden Art kein persistierendes Gebilde zu sein, sondern sich, gleichwie bei andern Kalyptorhynchien, erst während der Trächtigkeitsperiode zu entwickeln. Oberhalb der Uterusabzweigung erweitert sich der weibliche Genitalkanal trichterförmig und empfängt hier von allen Seiten die Ausführungsgänge von Drüsen, die ein feinkörniges, eosinophiles Sekret liefern und als Schalendrüsen anzusprechen sind. In diesen Abschnitt mündet von vorn der vom Rücken herabziehende Dottergang (*vid*) und von der Seite der Ausführungsgang des Keimstockes (*ge*), während caudad ein schlanker Kanal abgeht, welcher als Bursastiel (*bst*) zu bezeichnen ist, da er den weiblichen Genitalkanal mit der Ventralfläche der Bursa seminalis (*bs*) verbindet. Die Bursa ist von einer feinen Tunica propria umgeben, doch ist eine regel-

mäßige Epithelialauskleidung nicht nachzuweisen. Vielmehr ist die Innenwand der Tunica von einer Plasmaschicht überzogen, die sich in die vacuolisierte Ausfüllungsmasse fortsetzt, in welcher zerstreute Kerne (*k*) neben Spermmassen (*sp*) eingebettet sind. Das in der Bursa enthaltene Sperma wird bei der Copula durch die (schon von HALLEZ beschriebene) dorsale Öffnung der Bursa (*bö*) aufgenommen und dann durch den Bursastiel zum weiblichen Geschlechtsapparate geleitet, dessen ventraler Porus offenbar bloß zur Eiablage verwendet wird. Mit der dorsalen Begattungsöffnung ist die Bursa vermittels eines kurzen Mundstückes verbunden, das durch einen außerordentlich kräftigen Sphincter (*sph*) verschlossen werden kann. Über die Lage des netzartigen Dotterstockes und des stets einfachen Hodens habe ich schon in der vorläufigen Mitteilung (s. oben) berichtet. In Fig. 10 sind überdies dargestellt: die Samenblase (*vs*) mit dem Ductus ejaculatorius (*ds*), der Secretbehälter (*vg*), der muskulöse männliche Genitalkanal (*pm*) sowie die, zum Teil zur Geschlechtsöffnung (♂) vorragenden Chitintteile (Stachel *st*, Scheide *ss*) und die Retractoren (*mr*) der männlichen Geschlechtsöffnung.

### Erklärung der Abbildungen.

Auf allen Tafeln sind die einzeln dargestellten Chitingebilde der Deutlichkeit halber, um sie von muskulösen Partien und Drüsensecreten sofort zu unterscheiden, mit einem gelben Ton angelegt, auch dann, wenn sie im Leben eines solchen entbehren.

#### Tafel II.

Fig. 1. *Macrostomum appendiculatum* (O. Fabr.).

Fig. 1 A und B. Verschiedene Formen des chitinösen Penis. Etwa 280 mal vergrößert.

Fig. 2. *Macrostomum gracile* Pereyasl.

Fig. 2. Chitinöser Penis mit seiner Mündung (\*). Etwa 500 mal vergr.

Fig. 3—4. *Macrostomum timavi* n. sp.

Fig. 3. Chitinöser Penis. Etwa 450 mal vergr.

Fig. 4. Die Mündung desselben von unten betrachtet.

Fig. 5—7. *Microstomum groenlandicum* (Levins.).

Fig. 5. Leicht komprimierte Kette aus vier Zooiden bestehend. Etwa 127 mal vergr. *au* und *au*,, Augenflecken; *da*, Darm; *dab*, präpharyngealer Darmblindsack; *g*, Gehirn; *ph—ph*,, Pharynx; *w—w*,, Wimpergrübchen.

Fig. 6. *a*, Rhabditendrüse; *b*, isolierter Rhabdit. Etwa 750 mal vergr.

Fig. 7. Seitliche Darmdivertikel eines nicht gequetschten Tieres.



Fig. 8—11. *Microstomum mundum* n. sp.

Fig. 8. Vorderende einer Kette von acht Zooiden. Etwa 127 mal vergr. *klx* und *klx*, Klebzellen; *m*, Mund; *w*, ausgestülptes Wimpergrübchen; die übrigen Buchstaben wie in Fig. 5.

Fig. 9. Nematocystenähnliche Hauteinschlüsse. *a* von der Fläche, *b* im optischen Querschnitte. Etwa 1500 mal vergr.

Fig. 10. Stärker vergrößerte Klebzellen.

Fig. 11. Das über das Integument (*in*) ausgestülpte Wimpergrübchen (*w*), stärker vergr.

Fig. 12—16. *Olisthanella iphigeniae* n. sp.

Fig. 12. Ein ruhig kriechendes Exemplar, etwa 150 mal vergr. *ad*, Drüsen des Atrium genitale commune; *am*, männlicher Genitalkanal; *au*, Auge; *da*, Darm; *de*, Ductus communis der weiblichen Drüsen; *g*, Gehirn; *ge*, Keimstock; *ged*, Keimgang; *gü*, Geschlechtsöffnung; *kd* und *kd*, Körnerdrüsen des männlichen Apparates; *pe*, chitinöser Penis; *ph*, Pharynx; *rh*, Häufchen kleiner Rhabditen; *rh*, Züge großer Rhabditen; *rhx*, Rhabditendrüsen; *rs*, Receptaculum seminis; *te*, Hode; *vd*, Vas deferens; *vd*, Anschwellung desselben; *vi*, Dotterstock; *vid*, gemeinsamer Dottergang; *vs*, Samenblase.

Fig. 13 a—c. Die verschiedenen Rhabditenformen. Etwa 700 mal vergr.

Fig. 14 A und B. Zwei verschiedene Formen des chitinösen Penis mit der basalen trichterförmigen Erweiterung (*a*) und der gegabelten Spitze (*b*). Etwa 460 mal vergr.

Fig. 15. Umrisse des Dotterstockes eines kontrahierten Tieres.

Fig. 16. Reifes Spermatozoon. Etwa 900 mal vergr.

Fig. 17—18. *Promesostoma marmoratum* (M. Schultze).

Fig. 17. Zeichnungsvarietät des *P. marmoratum marmoratum* (M. Schultze) von Sewastopol, mit *au*, Augen; *ge*, Keimstücken; *ph*, Pharynx und *pe*, chitinösem Penis.

Fig. 18. Zeichnungsvarietät *P. marmoratum marmoratum* (M. Schultze) var. *maculatum* Jens. von Bergen (Pigment bloß zwischen den Augen).

Fig. 19—24. *Promesostoma murmanicum* n. sp.

Fig. 19. Das Tier auf schwarzem Grunde bei auffallendem Lichte, etwa 30 mal vergr.

Fig. 20. Quetschpräparat, etwa 200 mal vergr. *bc*, Bursa copulatrix; *bc*, Ausführungsgang derselben; *de*, Ductus ejaculatorius; *m*, Mund; *pd*, Penisdrüsen; *rg*, Secretblase; die übrigen Buchstaben wie in Fig. 12.

Fig. 21. Zooxanthellen (*z*) und Pigmentkörnchen (*pz*) des Darmes, stärker vergr.

Fig. 22. Männliches Copulationsorgan ohne Einschnürung zwischen Samenblase (*rs*) und Secretblase (*rg*).

Fig. 23. Dasselbe stark gequetscht, der von einer chitinösen Membran ausgekleidete Teil des Ductus ejaculatorius (*de*) zwischen Secretblase (*rg*) und dem männlichen Genitalkanal (*am*) gelb angelegt.

Fig. 24. Ende des Ductus ejaculatorius bei \* fernrohrartig eingefaltet.

Fig. 25—30. *Proxenetes flabellifer* Jens.

Fig. 25. Chitinöses Basalrohr am blinden Ende der Bursa seminalis (die Röhrechen nicht eingezeichnet).

Fig. 26. Eine andre Gestaltung desselben mit den Ausladungen und Stacheln *a* und *b* sowie den zugehörigen Chitinröhrechen *c*.

Fig. 27. Chitingebilde aus dem Ausführungsgang der Bursa mit zwei Zähnen.

Fig. 28. Dasselbe mit sechs Zähnen.

Fig. 29. Dasselbe mit acht Zähnen.

Fig. 30. Dasselbe mit fünf Zähnen und dem beerenförmigen Behälter der Secretballen *kd* und *kd*.

Fig. 31—33. *Proxenetes cochlear* Graff.

Fig. 31. *Proxenetes cochlear uncinatus* Graff. Ausführungsgang der Bursa mit sieben Chitinenzähnen (*a*) und gezählter Basalplatte (*b*) sowie einem Kranze von Secretthückerchen (*c*).

Fig. 32. Ein Secretthückerchen stärker vergr.

Fig. 33. Röhrechen des chitinösen Bursaanhangs.

## Tafel III.

Fig. 1—4. *Paramesostoma neapolitanum* (Graff).

Fig. 1. Das ruhig kriechende Tier (die Rhabditen nur zum Teil eingezeichnet), etwa 230 mal vergr. *ad*, Atriumdrüsen (nur zum Teil eingezeichnet); *ag*, Atrium genitale; *au*, Auge; *bs* Bursa seminalis; *bs*, Anschwellung des Ausgangs derselben; *da*, Darm; *g*, Gehirn; *gc* und *ge*, Keimstücke; *gö*, Geschlechtsöffnung; *kd* und *kd*, Körnerdrüsen des Copulationsorgans; *kx* und *kx*, Klebzellen; *pe*, chitinöser Penis; *ph*, Pharynx; *rh*, Rhabditenzüge des Vorderendes; *rhx*, zugehörige Rhabditendrüsen; *te*, Hode; *vd*, Vas deferens; *vg*, Vesicula granulorum; *vi*, Dotterstock; *vs*, Samenblase.

Fig. 2. Das Copulationsorgan, stärker vergr. *ag*, Atrium genitale commune; *bs*—*bs*, die drei Abschnitte der Bursa seminalis; *ca*, Verbindungskanal zwischen Samenblase (*vs*) und Secretbehälter (*vg*); *dc*, vermutliche Ductus communes der weiblichen Geschlechtsdrüsen; *gc*, männlicher Genitalkanal; *kd* und *kd*, Körnerdrüsen des männlichen Apparates; *pe*, chitinöser Penis; *vd*, Vasa deferentia.

Fig. 3. Eine andre Gestaltung der Bursa seminalis, die Buchstaben wie in Fig. 1 und 2.

Fig. 4. Reifes Spermatozoon, etwa 500 mal vergr.

Fig. 5—8. *Machrenthalia agilis* (Levins.).

Fig. 5. Das ruhig kriechende Tier, etwa 220 mal vergr. Rhabditen und Darm weggelassen, Pigment nur im Vorderkörper eingezeichnet, der Dotterstock nicht bis zum Atrium verfolgt. *bc*, Bursa copulatrix; *ged*, Germiduct; *pi*, Parenchympigment; *rs*, Receptaculum seminis; *vd*, Anschwellung der Vasa deferentia. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 1.

Fig. 6. Rhabditen der Haut.

Fig. 7. Eine andre Form des Copulationsorgans. Bezeichnung wie oben.

Fig. 8. Eine dritte Variante des chitinösen Penis.

Fig. 9—11. *Hyporcus venenosus* (Ulj.).

Fig. 9. Das Tier schwach komprimiert, etwa 250 mal vergr. *bst*, Ausführungsgang (Stiel) der Bursa seminalis; *ch*, Chitinanhang derselben; *ks—ks*, verschiedene Formen des Kornsecretres im Copulationsorgan; *pi* und *pi*, Pigmenthäufchen; *R*, Rüssel; *Rm*, Muskelzapfen desselben; *Rö*, Mündung der Rüsselscheide; *vd*, Anschwellung des Vas deferens. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 1.

Fig. 10. Der chitinöse Penis mit dem Secretrohr (*sr—sr*), den zu seiten der Basis des letzteren entspringenden säbelförmigen Platten (*a—b*), welche bei \* durch eine Querbrücke verbunden sind und zwischen deren Wurzeln eine vom Secretrohr ausgehende unpaare Gräte (\*—\*) sich einschiebt.

Fig. 11. Eine Variante desselben mit dem Mangel der Querbrücke bei \* und dem Ursprung der Gräte \* von den Wurzeln der Säbelplatten bei \*\*.

Fig. 12—16. *Hyporcus breifussi* n. sp.

Fig. 12. Vorderende nach einem Quetschpräparate. *gei*, Geißelhaare. Die übrige Bezeichnung wie in Fig. 9.

Fig. 13. Bursa seminalis mit Sperma (*sp*) gefüllt und von einer starken Muscularis (*m*) umgeben, aus welcher am blinden Ende ein Chitinanhang (*ch*) hervorragt. *dr*, Drüsenkranz an der Basis des Chitinanhanges.

Fig. 14. Der Chitinanhang stärker vergr. mit dem vorragenden längsgestreiften Röhrchen (*r*) und dessen basaler Hülle (*r*).

Fig. 15. Der chitinöse Penis mit dem Secretrohre (*sr—sr*) und dem dasselbe einfassenden Plattenpaare (*b*).

Fig. 16. Eine Variante des Penis, mit Kommissuren zwischen dem Plattenpaare bei \* und \* sowie dem Mangel eines Kiels an der Basis des Secretrohres.

Fig. 17—18. *Trigonostomum setigerum album* (n. subsp.).

Fig. 17. Das platt ausgebreitete Hinterende mit den Retractoren des Schwanzes (*m*).

Fig. 18. Der Schwanz während der Festheftung.

Fig. 19—21. *Trigonostomum setigerum setigerum* O. Schm.

Fig. 19. Die Bursa seminalis mit dem in ein Divertikel ihrer Wand (*dir*) eingeschlossenen Chitinanhang, der Muscularis (*m*), dem Spermainhalte (*sp*) und dem Ausführungsgange (*bst*), dessen chitinierte Teile gelb angelegt sind.

Fig. 20—21. Zwei andre Varianten des Chitinanhanges der Bursa.

Fig. 22—23. *Trigonostomum piriforme* (Pereyasl.).

Fig. 22. Penis mit seinen drei löffelförmigen Platten (*a—c*) und seiner basalen Öffnung.

Fig. 23. Der Ring, welcher das Stachelbüschel (nur die Basis desselben ist eingezeichnet) des Bursaanhanges umschließt.

Fig. 24—25. *Trigonostomum brunchorsti* n. sp.

Fig. 24. Die beiden löffelartigen Chitinplatten des Penis, von welchen die größere (*b*) sowohl an der Basis (\*) wie an der Spitze (\*\*) in einen Haken ausgeht.

Fig. 25. Chitinanhang der Bursa seminalis.

## Tafel IV.

Fig. 1. *Acrorhynchus dolichocephalus* (Pereyasl.).

Fig. 1. Der chitinöse Penis.

Fig. 2—3. *Polycystis georgii* n. sp.

Fig. 2. Das Tier im ruhigen Kriechen, etwa 386 mal vergr. Gehirn, Darm, Dotterstock, Körnerdrüsen, Pigment und Rhabditen weggelassen. *ad*, Atriumdrüsen; *au*, Auge; *bs*, Bursa seminalis; *chg*, Secretrohr des chitinösen Penis; *chs* und *chs*<sub>1</sub>, den Ductus ejaculatorius einfassende Platten; *de*, Ductus ejaculatorius; *ge* männlicher Genitalkanal; *ge* und *ge*<sub>1</sub>, Keimstücke; *ph*, Pharynx; *R*, Rüssel; *Rm*, Muskelzapfen desselben; *Rrt*, Retractoren des Rüssels; *rg*, Secretreservoir; *rs*, Samenblase.

Fig. 3. Das männliche Copulationsorgan eines andern Individuums stärker vergr. *chs*<sub>1</sub>, accessorisches Plattenpaar; *kd*, Ausführungsgänge der Körnerdrüsen. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 2.

Fig. 4—5. *Polycystis nügeli* Köll.

Fig. 4. Eine Variante des Sekretrohres.

Fig. 5. Bursa seminalis mit Sperma (*sp* und *sp*<sub>1</sub>), Secret (*s*) und einem Kranze von glänzenden Secretpföpfchen (*k*) im Ausführungsgange.

Fig. 6—7. *Polycystis crocea* (O. Fabr.).

Fig. 6. Das Secretrohr mit einem Längsschlitz (*sl*) in seinem bei \* beginnenden Endteil.

Fig. 7. Eine andre Variante, noch stärker vergr. Der Längsschlitz von Stacheln (*sls*) besetzt, die beiden Hälften des spiralen Rohres aus je zwei vorstehenden Leisten (*l* und *ll*) bestehend, von welchen die hinteren (*l*, und *ll*) fein bestachelt sind.

Fig. 8—9. *Polycystis mamertina* (Graff).

Fig. 8. Der Genitalapparat mit Ausnahme der Dotterstücke, im Profil gesehen. *ag*, Atrium commune; *bs*, Bursa seminalis; *ch*, chitinöses Secretrohr; *dc*, Ductus communis; *ge*, männlicher Genitalkanal, in das Atrium als Papille (*ge*<sub>p</sub>) vorragend; *ge*, Keimstücke; *gö*, Geschlechtsöffnung; *in*, Integument; *kd*, Körnerdrüsen; *sph*, Sphincter der Bursa seminalis; *rd*, Vasa deferentia; *rg*, Secretbehälter; *rs*, Samenblase.

Fig. 9. Eine Variante des Secretrohres.

Fig. 10—18. *Polycystis minuta* (Ulj.).

Fig. 10. Quetschpräparat, etwa 22 mal vergr. Dotterstücke weggelassen. *ad*, Atriumdrüsen (nur zum Teil eingezeichnet); *ag—ag*<sub>1</sub>, Teile des Atrium genitale; *au*, Auge; *chg*, Secretrohr; *chs*, Samenrohr; *da*, Darm; *g*, Gehirn; *ge*, Keimstock; *gö*, Geschlechtsöffnung; *ph*, Pharynx; *pi*, Parenchypigment; *pm*, Bulbus der Penismuskulatur; *R*, Rüssel; *R*<sub>1</sub>, Basalteil desselben; *Rm*, Muskelzapfen desselben; *te* und *te*<sub>1</sub>, Hoden; *u*, Uterus; *rd*, Anschwellung des Vas deferens; *rg*, Secretbehälter.

Fig. 11. Das ungequetschte Tier, einen Cocon (*C*) enthaltend. *chg*, und *chs*<sub>1</sub>, Basalteile der entsprechenden Röhren des Copulationsorgans. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 10.

Fig. 12—17. Verschiedene Varianten in der Gestalt der Chitintteile des Copulationsapparates. *chg* und *chg*, Teile des Secretrohres; *chs* und *chs*, Teile des Samenrohres; *co*, als Copula dienender Chitinfaden; *f*, Chitingabel; *m—m*, einzelne Muskeln; *pm*, Bulbus der Penismuskulatur; \* Mündungen der Rohre.

Fig. 18. Distaler Teil des Cocons (*C*) stärker vergr. mit der Endplatte (*p*) und dem Stiele (*st*).

Fig. 19—20. *Polycystis intubata* n. sp.

Fig. 19—20. Zwei Formen der Chitintteile des Copulationsapparates. *chg* bis *chg*, Teile des Secretstiletts; *chs*, Spermarohr mit Mündung (\*); *rg*, Secretreservoir.

Fig. 21—25. *Schizorhynchus tataricus* n. sp.

Fig. 21. Das Tier im Kriechen, etwa 200 mal vergr. *a*, die (nur an dieser Stelle eingezeichneten) glänzenden Körnchen der Haut; *bs*, Bursa seminalis; *f*, fettglänzender Darminhalt; *ks*, Kornsecretballen; *m*, Bulbus musculosus des Copulationsorgans; *pc*, Chitinrohr des Penis; *Rdr*, Rüsseldrüsen; *sa*, Schwanzplatte. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 10.

Fig. 22. Die Schwanzplatte während der Anheftung.

Fig. 23. Der komprimierte Rüssel stärker vergr. *ep*, Epithelialschicht; *hm*, Hautmuskelschlauch; *R*, Rüsselhälfte; *R*, Trennungslinie der beiden Rüsselhälften; *Rdr*, Rüsseldrüse; *Rö*, Mündung der Rüsselscheide (*Rt*); *Rrl*, Rüsselretractoren.

Fig. 24. Die beiden, zangenartig gegeneinander gerichteten Rüsselhälften zur Öffnung der Scheide (*Rö*) vorgestreckt.

Fig. 25. Der durch starken Druck zum Körper ausgepreßte und isolierte Rüssel. Bezeichnung wie in Fig. 23.

Fig. 26. Idealer Querschnitt durch eine Rüsselhälfte. *Re*, Epithelialschicht; *Rhm*, Muscularis; *Rm*, innere Längsmuskeln.

## Tafel V.

Fig. 1—5. *Astrotrorhynchus bifidus* (M'Int.).

Fig. 1. Medianschnitt (mit Eintragungen aus benachbarten Schnitten). Hämatoxylin-Eosin-Tinktion, etwa 120 mal vergr. *ad*, Atriumdrüsen; *ag*, Atrium genitale; *bs*, Bursa seminalis; *ch*, Chitinrohr des Penis; *da*, Darm; *da*, Oesophagealzellen desselben; *de*, weiblicher Ductus communis; *dep*, dorsales Epithel; *dr*, Schleimdrüsen; *dvm*, dorsoventrale Muskeln; *g*, Gehirn; *ge*, Keimstock; *m*, Mund; *pcm*, Ringmuskeln des Penis; *ph*, Pharynx; *phl*, Pharyngealtasche; *R*, eingezogene Rüsselspitze; *rhd*, Rhabditendrüsen des Vorderendes; *rhd*, ebensolche im Hinterende; *Rr*, Retractoren des Rüssels; *sd*, Schwanzdrüsen; *std*, Stirndrüsen; *vid*, Dottergang; *vi*, und *vi*, durchschnittene Dotterstocksäste.

Fig. 2 und 3. Sagittalschnitte durch ein Auge, 560 mal vergr. I, der große; II und III, die beiden kleinen Sehkolben; *k*, Kerne des Gehirns; *rka*, Stiel des Sehkolbens; *rks*, Stiftschicht; *rkst*, aus Stäbchen zusammengesetzte (?) Verbreiterung des Kolbenstieles; *rkx*, Zwischenschicht desselben; *rpik*, Kern der Pigmentzelle; *rpm*, Pigmentbecher.

Fig. 4. Dorsales Epithel an seinem Übergange vom Rücken (*dep*) zum Körperrande, etwa 220 mal vergr.

Fig. 5. Ventrals Integument etwa 220 mal vergr. *bm*, Basalmembran; *ep*, Epithel; *hm*, Hautmuskelschlauch; *rh*, Rhabditen.

Fig. 6—9. *Acrorhynchus sophiae* n. sp.

Fig. 6—8. Aus einer vom Rücken zum Bauche aufeinanderfolgenden Flächenschnittserie ausgewählte Schnitte, mit Eintragungen aus benachbarten Schnitten. Hämatoxylin-Eosin-Tinktion. Etwa 120 mal vergr.

Buchstabenerklärung zu Fig. 6—8.

*ad*, Atrium-(Schalen-)Drüsen; *ag—ag<sub>m</sub>*, Abschnitte des Atrium genitale; *bc*, Bursa copulatrix; *bg*, Bindegewebe; *bm*, Basalmembran; *bst*, Stiel der Bursa copulatrix; *cop*, männliches Copulationsorgan; *da*, Darm; *da<sub>1</sub>*, Körnerkolben desselben; *dam*, Darmmund; *de*, Ductus communis; *de*, Ductus ejaculatorius; *dr* und *dr<sub>1</sub>*, postcerebrale Drüsen; *ep*, Epithel; *g*, Gehirn; *ge*, männlicher Genitalkanal; *ge*, Keimstock; *ged*, Ausführungsgang desselben; *gö*, Geschlechtsöffnung; *hms*, Hautmuskelschlauch; *k—k<sub>m</sub>*, Bindegewebskerne; *kd<sub>1</sub>*, seitliche Büschel von Körnerdrüsen; *kk*, Körnerkolben des Darmes; *ks*, Kornsecret; *pe*, Penis; *ph*, Pharynx; *R*, Rüssel; *rdm*, radiale Protractoren des Rüssels; *rdm<sub>1</sub>*, radiale Retractoren der Rüsselscheide; *Rh<sub>1</sub>*, kurze Retractoren der Rüsselöffnung; *Rhd*, lange dorsale Retractoren des Integumentes der Rüsselregion; *Rhv*, lange ventrale Retractoren desselben; *Rm*, zentrale Fasern des Muskelzapfens; *Rm<sub>1</sub>*, periphere Fasern desselben; *Rm<sub>m</sub>*, Ringmuskel der Rüsselbasis; *rm*, Ringfasern der Muscularis des Muskelzapfens; *Rmk*, Kerne des Muskelzapfens; *Rö*, Öffnung der Rüsselscheide; *Rr*, Retractor des Rüssels; *Rr<sub>1</sub>*, dessen Ursprung; *rs*, Receptaculum seminis; *Rt*, Rüsselscheide; *sph*, Sphincter des Stieles des Receptaculum seminis; *te*, Hode; *u*, Uterus; *vd<sub>1</sub>*, Anschwellung des Vas deferens; *vd<sub>m</sub>*, Vereinigungsstelle der beiden Vasa deferentia; *vi*, Dotterstock; *vid*, Dottergang; *z* und *z<sub>1</sub>*, Bindegewebszellen; *z<sub>m</sub>*, Gregarinen.

Fig. 9. Längsschnitt durch das Integument, etwa 220 mal vergr. *bm* Basalmembran; *ci*, Cilien; *ep*, Epithel; *rh*, Besatz von dermalen Rhabditen; *lm*, Längsfasern des Hautmuskelschlauches; *rm*, Ringfasern desselben.

Fig. 10—11. *Gyatrix hermaphroditus* Ehrbg.

Fig. 10. Medianschnitt mit Eintragungen aus benachbarten Schnitten. Hämatoxylintinktion. Etwa 350 mal vergr. *ad*, Schalendrüsen?; *au*, Auge; *bö*, dorsale Öffnung der Bursa seminalis; *bs*, Bursa seminalis; *bst*, Verbindungsgang zwischen Bursa und dem weiblichen Genitalkanal; *da*, Darm; *da<sub>1</sub>*, Oesophagealzellen; *dr* und *dr<sub>1</sub>*, postcerebrale Drüsen; *ds*, Ductus ejaculatorius; *g*, Gehirn; *ge*, weiblicher Genitalkanal; *ge*, Keimstock; *k*, Kerne in der Bursa seminalis; *m*, Mund; *mr* und *mr<sub>1</sub>*, Retractoren der männlichen Geschlechtsöffnung; *ph*, Pharynx; *phm*, Anheftungsmuskeln des Pharynx; *pm*, Muskulatur des männlichen Genitalkanals; *rdm*, radiäre Protractoren des Rüssels; *Rh<sub>1</sub>*, kurze Retractoren der Rüsselöffnung; *Rm*, Muskelzapfen (in welchen hier der Rüssel eingezogen ist); *Rmm*, Muscularis desselben; *Rö*, Rüsselöffnung; *Rt*, Rüsselscheide; *sp*, Spermaaballen in der Bursa seminalis; *sph*, Sphincter des Bursaeinganges; *ss*, Stiel der Chitinscheide des Stilett; *st*, Teil des letzteren; *u*, Uterus; *vg*, Kornsecret-Reservoir; *vi*, Dotterstock; *vid*, Dottergang; *z*, Zellen fraglicher Bedeutung; ♂ männliche und ♀ weibliche Geschlechtsöffnung.

Fig. 11. Weibliche Geschlechtsöffnung und Anfang des Genitalkanals, stark vergr. *bm*, Basalmembran des Integumentes; *ci*, Cilienkleid desselben; *ci<sub>1</sub>*, Cilienauskleidung des weiblichen Genitalkanals; *ep*, Epithelialschicht der Haut; *k*, Kern derselben; *k<sub>1</sub>*, Kerne der Epithelialschicht des Genitalkanals; *lm*, Längs-

fasern des Hautmuskelschlauches; *lm*, solche der Muscularis des Genitalkanal; *rm*, Ringfasern des Hautmuskelschlauches; *rm*, solche des Genitalkanal; *s*, Schleimpfröpfchen der Haut; *sph*, Sphincter der weiblichen Geschlechtsöffnung.

### Tafel VI.

Fig. 1—7. *Acerorhynchus sophiae* n. sp.

Fig. 1. Ein fast 5 mal vergr. Tier gestreckt kriechend (*a*) und kontrahiert (*b*).

Fig. 2. Ein schwach gequetschtes Tier von der Bauchseite betrachtet, etwa 60 mal vergr. Kombiniert aus zahlreichen Skizzen nach dem Leben und den Befunden an Schnittserien. *ad*, Schalendrüs (nur zum Teil eingezeichnet); *ag—ag*, die verschiedenen Abschnitte des Atrium genitale; *au*, Auge; *bc*, Bursa copulatrix; *bst*, Stiel derselben; *da*, Darm; *da*, vordere Divertikel desselben; *dam*, Darmmund; *dc*, Ductus communis der weiblichen Drüsen (derselbe müßte in der Ansicht von unten sich über dem Bursastiele bis nahe zu dessen Mündung fortsetzen, was ich der Deutlichkeit halber nicht eingezeichnet habe); *de*, Ductus ejaculatorius; *g*, Gehirn; *ge*, männlicher Genitalkanal; *ge*, der linke Keimstock; *ged*, dessen Ausführungsgang; *gö*, Geschlechtsöffnung; *kd*, vordere, und *kd*, seitliche Körnerdrüsen; *ks*, Kornsecretränge im Copulationsorgan (nur in der einen Hälfte, wo nicht beide Lagen der schiefgekreuzten Muskeln eingezeichnet sind, deutlich sichtbar); *le*, Leibeshöhlenflüssigkeit; *m*, äußerer Mund; *na*, vordere Nerven; *nl*, hintere Längsnerventämme; *pe*, Penis; *phm*, Pharyngealmund; *R*, Rüssel; *Rm*, Muskelzapfen desselben; *Rm*, Ringmuskel desselben; *Rt*, Rüsselscheide; *rs*, Receptaculum seminis; *sph*, Sphincter des Ausführungsganges desselben; *u*, Uterus; *vd*, Vas deferens; *vd*, Anschwellung desselben; *vi*, Dotterstock; *vid*, Dottergang; *te*, Hoden.

Fig. 3 *a* und *b*. Dermale Rhabditen aus dem lebenden Tiere isoliert.

Fig. 4. Penis und männlicher Genitalkanal (*e*), die Verteilung der in

Fig. 5 stark vergrößert gezeichneten, verschiedenen Formen von Chitinstacheln (*a—d*) zeigend.

Fig. 6. Chitinstacheln aus der Bursa copulatrix.

Fig. 7. Stränge von Kornsecret aus dem männlichen Copulationsorgan.

Fig. 8—10. *Solenopharynx oculatus* (Pereyasl.).

Fig. 8. Ein stark gequetschtes Tier, etwa 120 mal vergr. Das im Epithel enthaltene Pigment ist nur an einer kleinen Stelle (bei *pi*) eingezeichnet. *au*, Auge; *bs*, Bursa seminalis; *bst*, Stiel derselben; *da*, Darm; *g*, Gehirn; *ge*, männlicher Genitalkanal; *ge*, Keimstock; *gö*, Geschlechtsöffnung; *ks* und *ks*, Kornsecretballen; *li*, »Linse« des Auges; *pe*, bestachelter Penis; *ph* und *ph*, Teile des Pharynx; *vs*, Samenblase.

Fig. 9. Der Stiel der Bursa seminalis stärker vergr. *a*, der erweiterte mit (chitinösen?) Längsfalten versehene Teil; *b*, der verengte, von zwei Spiralmuskeln durchzogene und *c*, der distale Teil.

Fig. 10. Stark vergrößerte Chitinhäkelchen des Penis.

Fig. 11—12. *Jensenia angulata* (Jens.).

Fig. 11. Das männliche Copulationsorgan. *cha*, die ausschlagbaren Endäste des Chitinapparates; *chb*, die basalen Chitinstäbe; *chsp*, die Stacheln der Endäste; *chst*, das unpaare, mediane und ventrale Chitinstillet; *de*, Ductus ejaculatorius;

*ej.* distales Ende des Ductus ejaculatorius; *gc*, männlicher Genitalkanal; *kd*, Körnerdrüsen; *ks*, epithelial angeordnete Kornsecretballen; *mc*, muskulöse Wand des Copulationsorgans; *vs*, Samenblase.

Fig. 12. Longitudinale Stellung der Kornsecretballen aus einem andern Individuum.

Fig. 13—15. *Provortex balticus* (M. Schultze).

Verschiedene Varianten des Chitinrohres des Penis. *a*, oberes Häkchen; *b*, Ausschnitt der Mündung; *c*, Endhaken.

Fig. 16—17. *Gyratrix hermaphroditus* Ehrbg.

Fig. 16. Chitinscheide des Penis mit inversem Endhaken und stark höckerigem Stiel.

Fig. 17. Stark höckerige Basis des Stilets von demselben Individuum.

---



# Inhaltsverzeichnis.

	Seite
<i>Coelata</i> . . . . .	69
Neues System der <i>Rhabdocoela</i> . . . . .	69
Übersicht desselben . . . . .	72
Fam. <i>Catenulidae</i> (nom. nov.) . . . . .	74
<i>Microstomum groenlandicum</i> (Levins.) . . . . .	77
— <i>mundum</i> n. sp. . . . .	78
Fam. <i>Macrostomidae</i> . . . . .	79
Gen. <i>Mecynostomum</i> . . . . .	80
Gen. <i>Macrostomum</i> . . . . .	80
Gen. <i>Omalostomum</i> . . . . .	80
<i>Macrostomum appendiculatum</i> (O. Fabr.) . . . . .	80
— <i>gracile</i> (Pereyasl.) . . . . .	81
— <i>timari</i> n. sp. . . . .	82
Nov. fam. <i>Typhloplanidae</i> . . . . .	82
Nov. subfam. <i>Proxenetinae</i> . . . . .	83
Gen. <i>Proxenetes</i> Jens. . . . .	83
Gen. <i>Promesostoma</i> Graff . . . . .	83
Gen. <i>Paramesostoma</i> Attems. . . . .	84
<i>Proxenetes flabellifer</i> Jens. . . . .	84
— <i>cochlear</i> Graff . . . . .	85
— — <i>uncinatus</i> n. subsp. . . . .	85
<i>Promesostoma marmoratum</i> (M. Schultze) . . . . .	85
— — <i>marmoratum</i> (M. Schultze) . . . . .	86
— — <i>nudum</i> n. subsp. . . . .	86
— <i>murmanicum</i> n. sp. . . . .	87
— <i>ovoideum</i> (O. Schm.) . . . . .	89
— — <i>ovoideum</i> (O. Schm.) . . . . .	89
— — <i>purum</i> n. subsp. . . . .	89
— <i>solea</i> (O. Schm.) . . . . .	89
— — <i>solea</i> (O. Schm.) . . . . .	89
— — <i>inornatum</i> n. subsp. . . . .	89
<i>Paramesostoma neapolitanum</i> (Graff) . . . . .	89
Subfam. <i>Typhloplaninae</i> . . . . .	93
<i>Olisthanella iphigeniae</i> n. sp. . . . .	93
Nov. fam. <i>Byrsophlebiidae</i> . . . . .	96
Nov. gen. <i>Maehrenthalia</i> . . . . .	97
Gen. <i>Byrsophlebs</i> Jens. . . . .	97
Gen. <i>Typhlorhynchus</i> Laidlaw . . . . .	97
<i>Maehrenthalia agilis</i> (Levins.) . . . . .	97

	Seite
Nov. fam. <i>Astrotorhynchidae</i> . . . . .	99
Gen. <i>Astrotorhynchus</i> (nom. nov.) . . . . .	99
<i>Astrotorhynchus bifidus</i> (M'Int.) . . . . .	100
Fam. <i>Dalyelliidae</i> (nom. nov.) . . . . .	102
Nov. subfam. <i>Graffillinae</i> . . . . .	103
Nov. subfam. <i>Dalyelliinae</i> . . . . .	103
<i>Provortex balticus</i> (M. Schultze) . . . . .	103
<i>Jensenia angulata</i> (Jens.) . . . . .	104
Fam. <i>Genostomatidae</i> . . . . .	105
<i>Urostoma cyprinae</i> (Graff) . . . . .	105
Fam. <i>Solenopharyngidae</i> . . . . .	105
<i>Solenopharynx oculatus</i> (Pereyasl.) . . . . .	106
Nov. Subsect. <i>Kalyptorhynchia</i> . . . . .	108
Nov. fam. <i>Trigonostomidae</i> . . . . .	109
Gen. <i>Hyporcus</i> (nom. nov.) . . . . .	110
— <i>venenosus</i> (Ulj.) . . . . .	110
— <i>breitfussi</i> n. sp. . . . .	112
Gen. <i>Trigonostomum</i> O. Schm. . . . .	113
— <i>setigerum setigerum</i> O. Schm. . . . .	113
— <i>lunulatum</i> n. subsp. . . . .	114
— <i>album</i> n. subsp. . . . .	114
— <i>piriforme</i> (Pereyasl.) . . . . .	115
— <i>brunchorsti</i> n. sp. . . . .	115
Nov. fam. <i>Schixorhynchidae</i> . . . . .	116
<i>Schixorhynchus tataricus</i> n. sp. . . . .	116
Nov. fam. <i>Polycystididae</i> . . . . .	119
Gen. <i>Acrorhynchus</i> Graff. . . . .	120
— <i>dolichocephalus</i> (Pereyasl.) . . . . .	120
— <i>reprobatus</i> (nom. nov.) . . . . .	121
— <i>caledonicus</i> (Clap.) . . . . .	122
— <i>sophiae</i> n. sp. . . . .	122
Gen. <i>Polycystis</i> Köll. . . . .	128
— <i>georgii</i> n. sp. . . . .	129
— <i>nägeli</i> Köll. . . . .	130
— <i>crocea</i> (O. Fabr.) . . . . .	131
— <i>mamertina</i> (Graff) . . . . .	131
— <i>intubata</i> n. sp. . . . .	132
— <i>minuta</i> (Ulj.) . . . . .	133
Nov. gen. <i>Phonorhynchus</i> . . . . .	136
Nov. fam. <i>Gyratricidae</i> . . . . .	137
<i>Gyratrix hermaphroditus</i> Ehrbg. . . . .	137
Erklärung der Abbildungen . . . . .	140

# Der Gegensatz zwischen geographischer und nicht-geographischer Variation.

Von

**Dr. Karl Jordan,**

Zoological Museum, Tring, England.

---

Mit 73 Figuren im Text.

---

Das Kollegheft, aus welchem ich auf der Georgia Augusta die logischen Formeln zu lernen versucht habe, beginnt mit den Worten: »Ein gewöhnliches Vorurteil gegen die Logik ist, daß sie trocken sei und ohne Interesse, da sie nichts lehre, was nicht jedermann schon wisse.« Ein ähnliches Vorurteil hegt mancher Biologe über die trockenen Systematica, nur mit dem Unterschiede, daß er die Lehren der Systematik nicht kennt und sich darum mit einem *cui bono* abwendet. Der Kollege in biologicis, welcher einen solchen höheren Standpunkt einnimmt, erinnert mich an jenen Mitstudierenden, welcher mir im mineralogischen Praktikum, wo wir Kristalle mit dem Goniometer bearbeiteten, klar machte, daß von Zoologie, Botanik und Mineralogie nur die letztere den Namen Wissenschaft verdiene und allein des Studierens wert sei. Wir waren noch Fuchse, und ich ärgerte mich und verteidigte die Zoologie, der ich mein Herz schon ganz zugewandt hatte. Der Eiferer für Mineralogie aber behielt seinen überlegenen Standpunkt und bemitleidete mich, daß ich nach wie vor in das Zoologische Institut unsres verehrten Jubilars hinaufstieg.

Ob es nun ein DARWIN selbst ist, der in seinen Briefen klagt, warum man soviel Zeit und Mühe auf das Auffinden kleinster Unterschiede vergeudet und sich den Kopf zerbricht, ob eine Form eine Art sei oder nicht, — oder ob es der Direktor eines großen Museums ist, der, wie die Sage berichtet, den Ankauf eines neuen Schmetterlings mit den Worten zurückweist: »Wir haben ja schon viele so

rote in der Sammlung«, die Aburteilung der Anstrengungen des Systematikers ärgert mich nicht; sie läßt mich nur bedauern, daß die Bedeutung der systematischen Arbeiten für das richtige Verständnis der Entwicklung der Lebewelt auch heute noch vielfach so wenig erkannt ist, daß in den Schriften für und gegen die Entwicklungslehre (oder besondere Formen derselben) alte Behauptungen immer wieder vorgebracht werden, obwohl sie den soliden Beobachtungen der Systematiker direkt widersprechen. Zum Teil ist es Schuld der Systematik selbst, die sich noch in einem Übergangsstadium befindet. Was DARWIN im Sinne hatte, als er seinem Unmute in den oben angezogenen Worten Luft machte, war die Systematik der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts, welche im Vergleich zu der Menge des schon damals bearbeiteten Materials allerdings außerordentlich arm an solchen Resultaten war, welche zu einer richtigen Begründung der Entwicklungslehre verwandt werden konnten. Ja, die Resultate waren häufig so, daß sie direkt zu falschen Schlüssen verleiteten. Ich führe als Beispiel eine Stelle aus DARWIN, *Origin of Species*<sup>1</sup> an, weil die Stelle sich auf unser spezielles Thema bezieht und weil sich POULTON<sup>2</sup> neuerdings auf dieselbe berufen hat, offenbar in dem Glauben, daß die Angaben den Tatsachen entsprechen. »Almost every year, as I am informed by Mr. E. V. HARCOURT, many European and African birds are blown to Madeira; this island is inhabited by 99 kinds, of which one alone is peculiar, though very closely related to a European form; and three or four other species are confined to this island and the Canaries. So that the Islands of Bermuda and Madeira have been stocked from the neighbouring continents with birds, which for long ages have there struggled together, and have become mutually co-adapted. Hence when settled in their new homes, each kind will have been kept by the others to its proper place and habits, and will consequently have been but little liable to modification. Any tendency to modification will also have been checked by intercrossing with the unmodified immigrants, often arriving from the mother-country.« POULTON zitiert ferner einen Brief DARWINS an HOOKER: »I do not think it a mystery that birds have not been modified in Madeira. Pray look at p. 422 of *Origin* (ed. 111). You would not think it a mystery if you had seen the long lists which I have (somewhere) of the birds annually blown, even in flocks, to Madeira. The crossed stock would be the more vigorous.«

<sup>1</sup> Ed. VI. Vol. II. p. 180 (1888).

<sup>2</sup> What is a Species? In *Proc. Ent. Soc. London* for 1903.

DARWIN glaubte die Lösung des Mysteriums gefunden zu haben und tappte doch ganz im Dunklen. Es ist gar kein derartiges Mysterium da. Die Ornithologen der Neuzeit, welche sich bemühen, »kleine und kleinste« Unterschiede durch sorgfältiges Studium zu entdecken, haben zur Genüge bewiesen, daß auf Madeira ein beträchtlicher Prozentsatz der Vögel, welche die Meister der alten Schule für identisch mit den zentraleuropäischen Formen hielten, von diesen verschieden ist. Es liegt ja auf der Hand, daß der Theoretiker in die Brüche kommen muß, wenn die Systematica, welche er benutzt, nicht richtig sind; wenn er eingehende verlässliche Untersuchungen voraussetzt, der Systematiker aber nur oberflächliche angestellt hat. Und es ist ferner selbstverständlich, daß, ebenso wie zum vollen Verständnis einer Maschine die Kenntnis der Einzelheiten, welche sie zusammensetzen, notwendig ist, auch eine Erkenntnis der organischen Welt von dem Studium der einzelnen Elemente, aus welchen diese Welt besteht, ausgehen muß. Die genaue Kenntnis der untersten systematischen Einheiten, die nur der Systematiker liefern kann, ist die Grundlage nicht minder für die Theorie der Entwicklung der Lebewelt, als für die richtige Zusammenstellung dieser Einheiten zu einem System. Was DARWIN als eine mühevollen und augenscheinlich nutzlose Tiftelei bei der Untersuchung der Individuen vorkam, ist gerade die Methode, durch welche, wenn in richtige Bahnen gelenkt, allein Tatsachen zutage gefördert werden können, mit deren Hilfe ein Beweis der Blutsverwandtschaft der Wesen, oder in andern Worten, ein Beweis der Entstehung der Arten, ermöglicht werden wird. Die Auffindung von lebenden Tierformen oder Petrefakten, welche Verbindungsglieder einzelner Tiergruppen sind und die Entdeckung von Resten solcher Formen, welche als Vorfahren von jetzt lebenden andersartigen Tieren angesprochen werden dürfen, könnten erst dann als beweisend herangezogen werden, wenn wir wirklich ununterbrochene Reihen von den jetzigen Formen zu ihren Vorfahren hätten. Wundervoll wie die Funde sind, sie können nur jemand überzeugen, der schon überzeugt ist; sie können uns in dem Glauben an die Wahrheit des Entwicklungsgedankens befestigen, aber die Sprünge, welche wir von einem Vorfahren zum andern, von *Epihippus* zum *Meshippus* zum *Miohippus* machen müssen, bringen uns nicht aus dem Bereiche des Theoretischen heraus. Anders ist es bei recenten Tieren, wenn wir uns vorläufig auf den Nachweis des Zusammenhanges zwischen nahe verwandten Formen beschränken.

Das Kapitel aus der Systematik, das ich im folgenden auf Grund

von Untersuchungen von Lepidopteren behandle, zeigt, in welcher inniger Verwandtschaft die Systematik und die Biogenie stehen.

Ob man die Entwicklungslehre anerkennt oder nicht, keiner kann sich ohne Schädigung seiner Arbeit dem Einflusse entziehen, welchen sie auf die Methode der Systematik ausgeübt hat. Wo man früher die systematischen Einheiten nach der Ähnlichkeit zusammenstellte, ist jetzt der Gedanke der Verwandtschaft getreten. Während früher die Übereinstimmungen sowohl wie die Unterschiede zwischen ähnlichen Tierformen als etwas von Anfang Festgelegtes hingenommen wurde, da ist jetzt der Unterschied stets etwas Gewordenes und die Übereinstimmung allein ursprünglich, wenn nicht auch geworden. Diese Unterschiede nachzuweisen ist eine Aufgabe der Systematiker der alten wie der neuen Schule; darin arbeiten alle Hand in Hand. Und diese selben Lücken als etwas Gewordenes zu beweisen, ist das Ziel der Entwicklungslehre. Aber in der Ausführung dieser Aufgabe ist zwischen früher und jetzt doch vielfach schon ein scharfer Gegensatz. Der Forscher, welcher ein System nach Verwandtschaft aufbauen will, wird nach Einzelheiten in der Organisation der zu klassifizierenden Tiere suchen, welche den Zusammenhang, der zwischen den Formen verloren gegangen ist, noch andeuten; er wird noch nach Unterschieden in den Exemplaren verschiedenen Herkommens forschen, wo man früher mit dem Feststellen der augenscheinlichen Übereinstimmung zufrieden war; er wird die Ähnlichkeit von Formen aus selbständigen Faunengebieten, z. B. Afrika und Amerika, kritisch prüfen und unterscheiden zwischen Gleichheiten, die ursprünglich sind und gleiche Abstammung bedeuten, und Ähnlichkeiten, welche etwas durch konvergente Entwicklung Erworbenes sind; kurz, sein Studium muß ein eindringendes sein, wenn er nicht fortwährend getäuscht werden will. In der Lepidopterologie ist dieser Fortschritt ein sehr deutlicher. Das Studium der ersten Raupenstadien, die häufig so sehr von den späteren Stadien, mit deren Beschreibung man sich früher meist begnügte, abweichen; die Untersuchung der Organe der Puppe und die tiefer gehende Vergleichung der Imago sind alle dem Einflusse der Entwicklungslehre zuzuschreiben, welche eine Kenntnis dieser Verhältnisse verlangt. Diese eingehendere Methode hat uns in den Stand gesetzt, ein sicheres Urteil zu fällen, wenn nicht einen Beweis zu liefern, wo die ältere Systematik festsaß oder sich verrannt hatte. Ich erinnere nur an ein paar eklatante Fälle aus der Familie der Papilionidae. Nicht ein einziger Lepidopterologe, mit Ausnahme ERICH HAASES, der ganz zu den Neueren

gehörte, hat gesehen, daß die amerikanischen *Papilio laius*, *hyperion*, *branchus* und Verwandte zu der Gruppe der Segelfalter (*marcellus*, *protesilaus*, *asius* usw.) zu stellen sind und nichts mit den ähnlichen Schwalbenschwänzen, wie *ponpeius*, oder gar den Aristolochienfaltern, wie *protodamas*, *polydamas*, *crassus*, *bunichus* usw., zu tun haben.

Der große westafrikanische *Papilio xalmoxis* wird von einer ganzen Reihe Autoren (STAUDINGER, SCHATZ, RIPON, FICKERT usw.) mit den großen orientalischen Aristolochienfaltern, welche unter dem Gattungsnamen *Troides* oder *Ornithoptera* bekannt sind, zusammengebracht, obwohl das Tier nichts mit diesen Aristolochienfaltern gemein hat als die Größe! Er ist ein isoliert stehender Schwalbenschwanz, der seine nächsten Verwandten unter den afrikanischen Schwalbenschwänzen aus der Gruppe des *Papilio xenobia* hat.

Solche Mißgriffe betreffs der natürlichen Stellung einer Art im System scheinen auf den ersten Blick nur ein Interesse für den Spezialisten zu haben; doch dem ist nicht so. Durch die falsche Stellung jenes *Papilio xalmoxis* z. B. (und des gleichfalls von manchen Autoren irrtümlich in die Verwandtschaft der Aristolochienfalter gerechneten afrikanischen *Papilio antinachus*) wird eine der allereigen tümlichsten Tatsachen der geographischen Verbreitung der Papilioniden verdeckt, die Tatsache nämlich, daß der afrikanische Kontinent, trotz des Vorkommens der Futterpflanzen, überhaupt keinen einzigen Aristolochienfalter hat, während diese Falter sich in großer Artenzahl in der orientalischen Region sowohl wie in Amerika finden.

Wenn also solche Arten in andern Zweigen der biologischen Wissenschaft als Belege herangezogen werden, so verleiten sie zu Irrtümern und zeigen dadurch, wie wichtig die Kenntnis der wirklichen Verwandtschaft der Formen aller Gruppen ist. Die Wissenschaft der geographischen Verbreitung, z. B. welche im Gegensatz zu dem einfachen Aufzählen der in einem Gebiet vorkommenden Formen die Herkunft der Fauna erklären will, ist ganz und gar auf eine Systematik gegründet, welche Verwandtschaft als den Grundgedanken in der Klassifizierung der Formen hat. Wenn daher der Systematiker Fehler in der Verwandtschaft macht, werden die Schlüsse des Zoogeographen falsch. WALLACES Angaben über die Fauna Englands<sup>1</sup> z. B. stimmen mit unserm heutigen Wissen nicht überein.

<sup>1</sup> Island Life. Ed. II. p. 339 (1892).

Und SCHARFFS<sup>1</sup> Bezugnahme auf die Tagfalter-Gattung *Hypanartia* als Beweisgrund für eine frühere Landverbindung zwischen Afrika und Amerika ist hinfällig, weil die Lepidopterologen einen Fehler machten, als sie die betreffenden amerikanischen und afrikanischen Falter in eine Gattung stellten<sup>2</sup>.

Ein ebenso treffendes Beispiel ist EIMERS Behandlung des celebensischen *Papilio rhesus* in Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen S. 217 (1889). EIMER spricht hier zwar von Verwandtschaft, aber er urteilt nach oberflächlicher Ähnlichkeit und sieht infolgedessen den *rhesus* als eine von Amerika eingewanderte Art an, während er in Wirklichkeit nichts als die Celebes-Form eines von Indien bis Australien und den Bismarck-Inseln verbreiteten und geographisch variablen Falters ist. Die ungenügende Bekanntschaft mit den systematischen Tatsachen der behandelten Falter verführt den Entwicklungstheoretiker zu den unnatürlichsten Schlüssen.

Das geographische Element in der Entwicklung, auf das wir weiterhin im einzelnen eingehen werden, tritt in diesem und den folgenden Beispielen scharf hervor. Bis vor kurzem glaubte man, daß unter den Schwärmern (*Sphingidae*) die Gruppe, zu welcher unser *Macroglossum stellatarum* gehört, durch die ganzen Tropen verbreitet sei. Die Untersuchung der Organisation dieser einander im Habitus so ähnlichen Tiere hat uns aber gezeigt<sup>3</sup>, daß *Macroglossum* keinen näheren Verwandten in der neotropischen Region besitzt. Allen neotropischen Formen, welche *Macroglossum* ähneln, gehören einer andern Unterfamilie an, die in der alten Welt nur durch einige ganz spezialisierte Hummelschwärmer vertreten ist (*Haemorrhagia*, *Cephonodes*, *Sataspes*).

In ähnlicher Weise läßt sich zeigen — die Untersuchungen werden demnächst veröffentlicht werden —, daß die sämtlichen amerikanischen Aristolochienfalter (aus der Gattung *Papilio*) untereinander näher verwandt sind als mit den orientalischen Aristolochienfaltern, und daß es demnach grundfalsch ist, die großen Orientalen als eine besondere Gattung aufzufassen und die übrigen Orientalen mit den Amerikanern zusammenzuwerfen.

Solche Fälle zeigen klar, daß es in der Klassifikation vor allem nötig ist, ein Bild von dem Entstehen der klassifizierten Formen aus ihrer Organisation zu gewinnen, wenn die systematischen Resultate

<sup>1</sup> Proc. Irish Acad. XXIV. p. 268 (1903).

<sup>2</sup> Siehe Nov. Zool. X. p. 508 (1903).

<sup>3</sup> Revision of *Sphingidae*. In Nov. Zool. IX. Supplement (1903).



für die Untersuchung der geographischen Verbreitung und Biogenie verwendbar sein, wenn sie das *cui bono* zurückweisen sollen.

Wenn nun aber die Richtigkeit der Schlüsse in diesem Zweige der Biologie von dem Erkennen der Blutsverwandtschaft abhängt, so ist es selbstverständlich, daß die Forschung von einem Punkte ausgehen muß, der über jeden Zweifel betreffs der Blutsverwandtschaft erhaben ist, da ein Beweis nur mit Voraussetzungen geführt werden kann, die selbst bewiesen sind. Blutsverwandtschaft in demselben Sinne, wie der Terminus in der menschlichen Gesellschaft gebraucht wird, ist durch Züchtung der Tiere zu beweisen. Die Eltern und Nachkommen sind untereinander blutsverwandt, ob sie körperlich gleich oder ungleich sind. Solche blutsverwandte Individuen bilden eine faunistische Einheit in einem Gebiete, zu welcher Einheit wir erfahrungsgemäß alle andern Individuen des Gebiets rechnen müssen, welche ihnen gleichen. Dieses ist der Grundstein für das Gebäude des Systematikers und der Ausgangspunkt für eine exakte Prüfung der Richtigkeit des Entwicklungsgedankens. Die drei gemeinen Weißlinge der Göttinger Gärten, die Caraben des Hainberges, die Physopoden in den Blüten des Botanischen Garten, die Mäuse auf den Weender Ackerfeldern, die Bembidien auf dem Sande der Leineufer usw., beweisen, daß die Bewohner einer Gegend nicht eine chaotische Masse von ineinander übergehenden Individuengruppen bilden, sondern in eine für jede Gegend nachweisbare Anzahl von ganz scharf getrennten Einheiten zerfallen, welche jede in sich geschlossen ist. Die Chrysomelen, welche auf derselben Pflanze leben, und die Parasiten, welche auf demselben Wirt hausen, gestatten keinen Zweifel über diesen Punkt. Die Einheiten, welche die Fauna eines Gebiets zusammensetzen, sind durch Lücken voneinander geschieden, die hier durch nichts überbrückt werden. Das ist eine Tatsache, die jeder Beobachter nachprüfen kann. In der Tat beginnt eine faunistische Tätigkeit mit dem Aufsuchen dieser Einheiten. Eine Liste der in einer Gegend vorkommenden Tiere ist eine Aufzählung solcher unabhängiger Einheiten, welche wir mit LINNÉ als Species bezeichnen. Daß der Systematiker im Einzelfalle nicht weiß, ob er es mit Individuen einer oder mehrerer solcher Species zu tun hat, d. h. ob die Unterschiede zwischen den Individuen oder Individuengruppen jenen spezifischen Lücken entsprechen oder nur solche Unterschiede sind, wie sie sich zwischen Eltern und Nachkommen oder zwischen Geschwistern finden; und daß ferner der Systematiker vielfach infolge von ungenügendem Materiale oder ungenügender Be-

kanntschaft mit demselben zu Fehlschlüssen in dieser Hinsicht kommt, ändert gar nichts an der Sache. Die spezifischen Lücken sind da.

Ist es nun die erste Aufgabe des Systematikers, diese Lücken an lebenden und toten Individuen aufzufinden, so wird er sich vor allem fragen, ob es ein in der ganzen Lebewelt gültiges Kriterium gibt, durch welches diese Lücken zu erkennen sind. Und da er die toten Individuen nur nach dem sondern kann, was er an ihrem Körper sieht, so wird er nachforschen, ob es allgemein gültige Körpermerkmale gibt, welche immer den zu einer Species gehörigen Individuen gemeinsam sind. Das Resultat einer solchen Forschung ist, wie die Erfahrung gelehrt hat, daß die Körpermerkmale, welche jene spezifischen Lücken andeuten, in jeder Gruppe von Tieren erst besonders festgestellt werden müssen. Es gibt hier nichts allgemein Gültiges. Unterschiede in Größe, Farbe und Struktur, welche bei diesen Säugern oder Vögeln spezifisch sind, haben bei jenen nur den Wert individueller Verschiedenheit, und das gilt hinunter bis zu nächstverwandten Formen. Wer von der Tatsache, daß bei Göttingen alle Exemplare der *Chrysomela staphylea* kupferig-braun und die Exemplare der *Chrysomela haemoptera* blau sind, schließen wollte, daß die kurzen, unregelmäßig punktierten, blauen und kupferigen Individuen einer *Chrysomela*, die er auf *Hypericum* findet, auch zwei Arten angehören, würde in den Fehler verfallen, unter dem die Systematik der älteren Zeit, als man noch keine Erfahrung gesammelt hatte, so sehr litt. Man vergleiche in den Katalogen die langen Reihen von Synonymen, welche durchaus nicht alle aus Nachlässigkeit der Autoren entstanden, sondern ebenso häufig durch Mangel an Erfahrung in bezug auf diesen Punkt verursacht wurden. Solange der Systematiker noch nicht weiß, welche Unterschiede in einer speziellen Gruppe spezifisch und welche es nicht sind, arbeitet er ganz im Dunklen und wird, wie z. B. BUTLER und MOORE bei indischen Lepidopteren, gar leicht individuelle und sexuelle Charaktere für spezifische Unterschiede halten. Da alle Individuen etwas voneinander abweichen und die körperliche Differenz zwischen Eltern und Nachkommen und zwischen Geschwistern häufig sehr groß ist, so ist natürlich der Beweis der Zusammengehörigkeit der Individuen nur durch die Zucht zu bringen. Erst wo eine solche Grundlage vorhanden ist, da kann der Systematiker durch sorgfältige Vergleichung an genügendem Materiale der durch die Zucht ermittelten spezifischen Charaktere zu einem sichern Ur-

teile über spezifische Differenzen nahe verwandter Formen kommen und er wird auch innerhalb einer mehr oder weniger großen Gruppe — einer Gruppe mit einheitlicher Organisation — den einen oder andern Charakter auffinden können, der unter bestimmten Umständen immer die spezifische Lücke angibt. Wo aber eine solche Grundlage fehlt, können Species ebensowenig mit Sicherheit erkannt werden, wie die Zusammengehörigkeit von Nest und Vogel, oder Raupe und Schmetterling, wenn keine einschlägigen Beobachtungen vorliegen.

Sind aber die körperlichen spezifischen Merkmale in dieser Gruppe anders als in jener, haben wir darum auch einen andern Speciesbegriff in jeder Gruppe? Die Zucht und die sich ihr anschließende Beobachtung der lebenden Individuen gibt uns die Antwort. Indem wir durch die Zucht die Schwankungen in den Körpermerkmalen der blutsverwandten Individuen und damit die körperlichen Lücken zwischen den Arten feststellen, haben wir zugleich noch ein andres Resultat erzielt. Wir finden, daß die körperliche Lücke zwischen den Individuen zweier Arten von einer physiologischen Differenz begleitet ist, welche bei den körperlichen Lücken zwischen den Individuen einer und derselben Species fehlt. Diese physiologische Differenz spricht sich darin aus,

1) daß die körperlich verschiedenen Individuen einer Species sich selbst ähnliche oder unähnliche Individuen immer nur derselben Art erzeugen, und

2) daß die Arten nebeneinander bestehen, ohne daß sie zu einer einzigen Art verschmelzen.

Die Nachkommen sowohl der blauen wie der kupferigen *Chrysomela varians* sind blau und kupferig, aber kein Individuum wird gleich der mit ihnen auf derselben Pflanze zusammenlebenden kupferigen *Chrysomela geminata*.

Das Kriterium des Begriffs Species (= Art) ist daher ein dreifaches, und jeder einzelne Punkt ist der Prüfung zugänglich: Eine Art hat gewisse Körpermerkmale, erzeugt keine den Individuen andrer Arten gleiche Nachkommen und verschmilzt nicht mit andern Arten.

Wie in 1896<sup>1</sup> lege ich noch heute großes Gewicht auf den letzten Punkt<sup>2</sup>. Das Nichtverschmelzen ist die Erklärung für die ungeheure Masse der existierenden Arten. Nichts hält die Arten

<sup>1</sup> Mechanical Selection and other problems. In Nov. Zool. III. p. 438 (1896).

<sup>2</sup> Auch POULTON, What is a Species? in Proc. Ent. Soc. London for 1903, kommt zu einer solchen Definition.

eines Gebiets getrennt als ihre eigne Organisation. Die Individuen einer Art leben so genetisch unabhängig neben denen der andern Arten, als ob nie ein Zusammenhang zwischen ihnen gewesen, als ob jede Art für sich geschaffen wäre. Die Erkenntnis dieser Tatsache führte zu LINNÉ'S Zeit zur Annahme des Dogmas von der Konstanz der Art, indem man fälschlich die Erfahrung, welche der Beobachter an den Individuen seiner Umgebung und seiner Zeit machte, auf die Individuen aller Zeiten und aller Gebiete übertrug. Es ist eine sehr natürliche Erscheinung, daß das Dogma von der Unveränderlichkeit der Species erst dann in allgemeine Aufnahme kam, als man wirklich ausgedehntere systematische Beobachtungen an den Tieren und Pflanzen zu machen begann und dabei als erste auffällige Tatsache überall jene scharfen Lücken entdeckte, welche die Species trennen. Die vage Kenntnis der Naturobjekte vor der Geburt der Systematik im 18. Jahrhundert hätte ein solches Dogma nicht wohl stützen können, auch wenn es schon, etwa von theologischer Seite, formuliert gewesen wäre.

Ist aber das Nichtverschmelzen das wesentliche Kriterium artlicher Selbständigkeit, so folgt, daß nur diejenigen verwandten Formen als artlich verschieden erwiesen sind, welche nebeneinander existieren. Die Forschung des Systematikers muß also mit diesen beginnen, und bei mutmaßlichen Arten aus verschiedenen Gegenenden muß er sich der Frage bewußt bleiben, ob die Unterschiede zu dem Schlusse berechtigen, daß die Formen nebeneinander leben können.

Die Erklärung der Entstehung dieser spezifischen Lücken also ist es, welche die Entwicklungslehre anstrebt. Die Untersuchung besteht aus zwei Teilen: 1) der Erforschung der Wege, welche zur Bildung jener Lücken führen, und 2) der Erforschung der Ursachen, welche dabei wirksam sind. Wir werden hier im wesentlichen nur den ersten Punkt behandeln, aber auch den zweiten heranziehen, wo die systematischen Tatsachen ein besonderes Licht auf den Vorgang werfen.

Da die Arten sich psychologisch und körperlich unterscheiden, so haben wir zu prüfen, ob diese körperlichen Artunterschiede<sup>1</sup>, die allein der Systematiker an den toten Exemplaren studieren kann,

---

<sup>1</sup> Wahrscheinlich sind auch die physiologischen Differenzen in letzter Instanz auf körperliche zurückzuführen, und wahrscheinlich gibt es keine physiologischen Artunterschiede, wenn keine morphologischen da sind. Aber das sind Fragen noch rein spekulativer Natur und daher außerhalb unsres Themas.

etwas besonders Entstandenes sind, oder ob sie eine Weiterentwicklung der Unterschiede darstellen, welche wir zwischen den Individuen einer Art kennen. Um diese Frage zu entscheiden, ist es notwendig, die Unterschiede innerhalb der Art mit jenen zu vergleichen, welche die eine Art von der andern trennen. Zeigt diese Vergleichung, daß die artlichen Körperunterschiede ganz anderer Natur sind als die nichtartlichen, so kann die Variabilität (das Verschiedensein) innerhalb der Art nicht der Ausgangspunkt für die Entstehung neuer Arten sein. Zeigt sie dagegen, daß die artlichen Unterschiede nur dem Grade nach von nichtartlichen abweichen, so können Verschiedenheiten innerhalb der Art der Anfang zur Bildung neuer Arten sein.

Jede Art und jedes Organ ist variabel. Der Grad der Variabilität ist sehr verschieden. Farbe und Größe sind bei erwachsenen Vögeln meist recht konstant, und bei Insekten vielfach bis ins Ungeheuerliche variabel. Die Zahl der Antennensegmente ist bei Käfern meist sehr konstant, doch ist sie z. B. bei gewissen Prioniden ganz veränderlich. Das Adersystem der Schmetterlinge ist gewöhnlich nur geringen individuellen Schwankungen unterworfen, doch zeigen sich in den distalen Adern der Chalcosiiden und Lithosiiden oft sehr beträchtliche Verschiedenheiten zwischen den Exemplaren derselben Art. Jedes Organ verlangt eben in jeder Gruppe ein besonderes Studium.

In Übereinstimmung mit der Tatsache, daß die Individuen einer Art, welche ein Gebiet zusammen bewohnen, eine Paarungsgemeinschaft bilden<sup>1</sup>, gruppieren wir die Unterschiede innerhalb einer Art in drei Kategorien. Wir haben

1) Unterschiede zwischen geschlechtsreifen Individuen, welche zu gleicher Zeit in demselben Gebiete sind. — Wir bezeichnen die Verschiedenheit dieser Individuen als individuellen Polymorphismus. Die Variabilität kann kontinuierlich von einem Extrem zum andern, oder diskontinuierlich sein. Das eine Organ mag konstant sein und das andre variabel. Häufig sind Individuengruppen so scharf charakterisiert wie die Geschlechter. Solche morphologisch mehr oder weniger scharf gesonderte Individuengruppen oder Varietäten sind sehr oft als Arten behandelt worden, bis man die Zusammengehörigkeit herausfand.

2) Unterschiede zwischen geschlechtsreifen Individuen, welche in demselben Gebiete zu ungleicher Zeit sind. — Bei diesem zeitlichen Polymorphismus handelt es sich besonders um die Verschiedenheit der aufeinander folgenden Generationen. Es gehören

<sup>1</sup> POULTON, l. c.

aber auch die Fälle dahin, wo ein Teil derselben Generation später geschlechtsreif wird als ein anderer Teil und daher jeder Teil in sich eine Paarungsgemeinschaft bildet. Ich erinnere an den nord-amerikanischen *Papilio marcellus* (= *ajax* Auct. non LINNÉ), dessen im Frühjahr zuerst auskommenden überwinterten Puppen die kleine Form *walshi* geben, während die später aus überwinterten Puppen schlüpfenden Falter die größere Form *telamonides* sind. Die Nachkommen von f. *walshi* und f. *telamonides* fliegen dann im Sommer als f. *marcellus*, welche Form die Herbstraupen erzeugt, die als Puppen überwintern. Wir haben hier also Verschiedenheit zwischen Generationen und zwischen ungleichzeitig erscheinenden Exemplaren derselben Generation. Das klassische Beispiel für zeitlichen Polymorphismus ist *Araschnia levana*, welche Art aus den drei Zeitformen *levana*, *prorsa* und (seltener) *prorima* besteht. Da die Anzahl von Generationen von der Länge und Intensität des Sommers abhängt, so ist es natürlich, daß ein und dieselbe Art in ungleichen Jahren und in verschiedenen Gegenden, sowie an abweichenden Standorten derselben Gegend, eine verschiedene Anzahl von Generationen haben kann.

3) Unterschiede zwischen Individuen einer Art, welche in verschiedenen Gebieten leben. — Bei diesem geographischen Polymorphismus wollen wir zunächst nur jene Variabilität in Betracht ziehen, bei welcher wir eine ununterbrochene Kette von Individuen von einer extremen Varietät zur andern haben, wo mithin keine morphologische Lücke zwischen den geographisch getrennten Individuen vorhanden ist. Solchen kontinuierlichen geographischen Polymorphismus finden wir gewöhnlich, wenn die Gebiete der Varietäten nicht durch Barrieren (Meer, Tiefland, Wüste usw.) getrennt sind. Oder aber es sind die Formen zwar geographisch scharf getrennt, dagegen morphologisch nicht, weil ein mehr oder minder großer Prozentsatz der Individuen von der einen Form zur andern hinüber schlägt. So können wir den spanischen *Papilio podalirius* stets von mitteleuropäischen Stücken unterscheiden, aber die beiden Formen werden vollständig durch die Exemplare aus Südfrankreich und den Pyrenäen verbunden; es fehlt die körperliche Lücke zwischen ihnen. Ebenso fehlt z. B. die Lücke zwischen dem chinesischen *Papilio sarpedon* und dem indischen *sarpedon*, weil ein Teil der chinesischen Individuen mit indischen übereinstimmt.

Sind nun Arten Weiterentwicklungen solcher Varietäten, so fragt es sich, ob alle drei Kategorien der Variabilität Anteil an der Entstehung neuer Arten haben, oder nur die eine oder die andre

Kategorie. Die große Mehrzahl der Forscher ist der Ansicht, daß der Anfang zur Spaltung einer Art in mehrere Arten in dem individuellen und zeitlichen Polymorphismus gegeben ist, und daß die Weiterentwicklung dieser Varietäten ohne geographische Abtrennung von der Stammart vor sich gehen kann. Diese Ansicht wird scheinbar durch den Umstand bestätigt, daß in manchen Gebieten eine große Zahl verwandter Species vorkommen, wie z. B. auf Madagaskar die Lemuriden, auf den Sandwichinseln eine gewisse Gruppe Bockkäfer, in Australien die Känguruhs, in Amerika die Kolibris usw. Wenige Autoren dagegen sind zu dem Schlusse gekommen, daß der Anfang zur Spaltung einer Art in mehrere allein von dem geographischen Polymorphismus ausgeht; daß die geographische Variation (Verschiedenwerden) allein zur Vermehrung der Anzahl der Arten führt. Diese Ansicht ist die weiterausgebildete WAGNERSche Migrations- oder besser Isolationstheorie. Meine Untersuchungen bestätigen diese Theorie, was, wie ich hoffe, zur Genüge aus den folgenden Auseinandersetzungen hervorgeht, durch welche ich den großen Gegensatz klar legen werde, in welchem die geographische Variabilität zu der nichtgeographischen steht.

Als ich vor etwa 10 Jahren die Morphologie der Schmetterlinge zu studieren begann, um zu versuchen, ob der Klassifikation dieser Tiere eine bessere Grundlage gegeben werden könne als sie hatte, schien es mir zunächst notwendig, mich darüber zu unterrichten, ob der Artbegriff in der Lepidopterologie etwas so Willkürliches und die Art etwas so Unbestimmtes sei, wie aus den Arbeiten verschiedener Autoren hervorging, oder ob die zweifelnde Bezeichnung neubeschriebener Formen als *ab.?* *var.?* *spec. dist.?* mehr auf unzulänglicher Untersuchung beruhe. Da man in verschiedenen Zweigen der Entomologie, auch bei den Lepidopteren, den Unterschieden in den äußeren sexuellen Organen ein besonderes Gewicht bei der Charakterisierung von Species beilegte, so untersuchte ich eine größere Reihe Schmetterlinge, um die wirkliche Bedeutung dieser Organe für die Artfrage kennen zu lernen. Die wesentlichen Resultate der Untersuchung habe ich in *Nov. Zool. III.* (1896) niedergelegt. Seit der Zeit haben wir bei den Arbeiten im Tring Museum die damals gewonnenen Resultate an den verschiedensten Gruppen von Schmetterlingen nachgeprüft. Bis 1896 stand man im wesentlichen noch auf dem Standpunkte LÉON DUFOURS, der Mitte des 19. Jahrhunderts die Entdeckung machte, daß die männlichen Paarungsorgane bei den Insektenarten verschieden sind. Sein Ausspruch, daß diese Organe

so verschieden geschaffen wären, damit sie eine Vermischung der Arten verhinderten und diese somit rein erhalten würden<sup>1</sup>, besaß in den Augen der Systematiker noch volle Gültigkeit. Zwar hatten sich schon einzelne Stimmen gegen die Lehre von der Konstanz der männlichen Copulationsorgane erhoben, doch fehlte es an einer konsequenten Durcharbeitung eines größeren Materials an Arten und Individuen. Es herrschte in der Entomologie die Ansicht (die auch heute noch nicht ausgestorben ist), daß eine Differenz in diesen Organen immer spezifisch wäre. Diese Ansicht schien mir aus a priori-Gründen unhaltbar. Denn wenn der Entwicklungsgedanke richtig ist, mußten auch die artlichen Unterschiede der Paarungsorgane etwas Entstandenes sein und darum die Anfänge solcher Unterschiede sich auch schon innerhalb der Art in den Varietäten auffinden lassen; — die Mutationslehre (DE VRIES), nach welcher Arten fertig aus andern herauspringen, war damals noch nicht aufgestellt. Die a priori-Forderung wurde denn auch durch die Untersuchung bestätigt.

Die betreffenden weiblichen Organe waren bis dahin in der Systematik der Lepidopteren noch nicht verwandt worden. Man vermutete zwar, daß die Weibchen Klammerorgane hätten, die denen der Männchen angepaßt wären, auch hatten GODMAN und SALVIN<sup>2</sup> an der Vaginalöffnung schon Chitingebilde gefunden, die ihnen bei mehreren Arten verschieden zu sein schienen, aber eine Beschreibung und Abbildung der Bewaffnung war noch bei keinem Schmetterlinge versucht worden. Durch Aufweichen des Körpers und Ausstülpen der vaginalen Einsenkung zwischen dem siebenten und achten Abdominal-segmente erhielt ich die Hartgebilde in situ und konnte ihre Variabilität wie die der männlichen Organe studieren<sup>3</sup>.

Nach meinen Untersuchungen an Reihen von nahe verwandten Arten und vielen Individuen sind die Paarungsorgane beider Geschlechter variabel wie andre Körperteile, aber die Variabilität ist eine auffällig eigenartige. Es liegt nun auf der Hand, daß der Nachweis einer Besonderheit in der Variabilität dieser für die Paarung und damit für die Erhaltung der Art so wichtigen Organe von der größten Bedeutung für die Lösung der Frage nach der Entstehung der Arten sein muß. Wäre es z. B. richtig, daß alle Arten sich nachweisbar in den Copulationsorganen unterschieden und daß ferner

<sup>1</sup> Ann. Sc. Nat. (3). I. p. 253 (1844).

<sup>2</sup> Biol. Centr. Amer., Rhopal. II. p. 189 (1890).

<sup>3</sup> Beim Zusammendrücken des noch weichen Körpers eines eben getöteten Schmetterlings treten die Organe sehr schön hervor.



nur eine ganz bestimmte Kategorie von Varietäten in diesen Organen Unterschiede aufwiese, so würde man zu der Schlußfolgerung gezwungen sein, daß auch nur aus dieser bestimmten Kategorie von Varietäten neue Arten ihren Ursprung nehmen könnten. Mit einer solchen Beschränkung des Beginns der Aufteilung einer Art in zwei oder mehrere Arten auf eine bestimmte Sorte Varietäten hätten wir aber auch zugleich die a priori möglichen Ursachen beschränkt, welche zu einer solchen Aufteilung führen, was, wie wir sehen werden, unsre Untersuchungen in der Tat tun. Die Voraussetzung des Vorhandenseins artlicher Differenzen in diesen Organen trifft für die meisten Schmetterlinge zu. Es gibt aber auch Arten — solche sind jedenfalls in jeder größeren Gruppe vorhanden —, bei denen ich mich vergeblich bemüht habe, solche Unterschiede aufzufinden. Von den 698 untersuchten Arten Sphingiden sind z. B. 48 an den Copulationsorganen nicht erkennbar. Gewiß werden durch feinere Vergleiche, besonders an frisch getöteten Exemplaren, vielfach auch da noch Unterschiede nachgewiesen werden können, wo ich von Gleichheit spreche, und ebenso werden sich bei vielen in den Paarungsorganen nicht unterscheidbaren Arten sichtbare Differenzen in den Geschlechtsdrüsen selbst finden. Meine Folgerung aber, zu der ich mich im Jahre 1896 berechtigt glaubte, daß alle *Papilio*-Arten und vielleicht alle Lepidopteren-Arten an den Paarungsorganen zu erkennen sind, trifft in dieser Allgemeinheit nicht zu. Morphologische Gleichheit meint selbstverständlich nur insofern Gleichheit, als kein Unterschied sichtbar ist. Hätten die Tiere vollkommenes Regenerationsvermögen, so würden die morphologisch gleichen Beine zweier Arten jedes doch wieder zu seiner Art auswachsen.

Um nun bei unserm induktiven Verfahren eine ganz sichere Grundlage zu behalten, wollen wir zunächst die Arten von der Betrachtung ausschließen, welche keine spezifischen Merkmale in den Copulationsorganen haben. Die Richtigkeit unsrer Schlußfolgerungen beschränkt sich daher vorläufig auf diejenigen Arten, bei denen sich solche Merkmale finden. Für diese Lepidopteren (und alle andern Insekten, bei denen die Voraussetzung zutrifft) gilt daher der folgende Satz:

Geht die Bildung neuer Arten aus

- 1) von den an einem Orte zu gleicher Zeit existierenden Varietäten einer Art, oder
- 2) von den an einem Orte zu ungleicher Zeit existierenden Varietäten, oder

### 3. von den je an einem verschiedenen Orte existierenden Varietäten,

so müssen sich unter den Varietäten der betreffenden Kategorie 1, 2 oder 3 solche finden, welche sich in den Paarungsorganen mehr oder weniger unterscheiden.

Da es sich um den Anfang der Entstehung von Species mit verschiedenen Copulationsorganen handelt, so müssen wir im Auge behalten, daß die Aufteilung einer Art in solche neue Arten entweder bei den Paarungsorganen beginnen kann, oder bei der Zeichnung (und andern Charakteren), oder bei beiden zugleich. Wir müssen also a priori erwarten, beginnende Arten zu finden, welche diesen drei Möglichkeiten entsprechen, also Varietäten, welche sich nur in den Copulationsorganen, oder nur in andern Körperteilen, oder in den ersteren und letzteren zugleich unterscheiden. Was ist nun das tatsächliche Verhalten der Schmetterlinge? Wir wollen die Frage in zwei Abschnitten behandeln, indem wir die nichtgeographischen Varietäten von den geographischen unserm Thema entsprechend sondern.

### Nichtgeographische Variabilität.

Wenn man von Variabilität bei Schmetterlingen liest, denkt man unwillkürlich an die Farbe und Zeichnung der Flügel, welche bei diesen Tieren ja meist so augenfällig sind, daß Abweichungen vom Gewöhnlichen leicht wahrgenommen werden. Daß die Variabilität sehr groß ist, ist eine bekannte Tatsache. Wir haben bei den Schmetterlingen außerdem den für die Untersuchung bedeutsamen Vorteil, daß die Variabilität in den Flügeln bei vielen Arten durch die Zucht und bei manchen durch das Experiment geprüft worden ist.

Wir wollen unter den Farbenvarietäten zuerst die aberranten Individuen herausgreifen, welche sich einzeln unter den Exemplaren der Art finden und gewissermaßen über die Grenzen der normalen Variation hinweggesprungen sind. Solche Exemplare, welche sich meist in der relativen Ausdehnung der Farben von normalen Stücken unterscheiden, können künstlich durch Einwirkung von Kälte oder Hitze auf die sich im kritischen Stadium befindenden Puppen erzeugt werden. Sie kehren regelmäßig wieder. Das Sammeln solcher abseits stehender Exemplare (*»sports«* der Engländer) ist eine besondere Liebhaberei der Lepidopterophilen. Ich habe diesen *»sports«* einige Aufmerksamkeit gewidmet, weil sie auf den ersten Blick eine ähnliche Stellung zu den normalen Individuen einzunehmen scheinen,

wie bei Pflanzen die Mutationen von DE VRIES. Jedoch sagte ich mir von vornherein, daß bei der Masse der normalen Exemplare solche Einzelstücke keine Chance zur Bildung morphologisch gesonderter Kolonien haben würden, selbst wenn die abnormen Zeichnungscharaktere erblich wären wie bei den Mutationen der Pflanzen. Immerhin war es notwendig, sports aus möglichst vielen Gruppen zu untersuchen. In keiner Aberration, weder im Freien gefangenen noch in künstlich erzeugten, habe ich die Zeichnungscharaktere von Unterschieden in den Paarungsorganen begleitet gefunden. Die sports stehen betreffs dieser Organe innerhalb der normalen Variationsgrenzen. Es sind nicht neue »Arten«, die durch einen Sprung von der Mutterart losgelöst sind und unter Umständen selbständig weiterbestehen können.

Unter den Farbenvarietäten begegnen wir ferner einer Klasse, in welcher die aberranten Individuen sich nicht durch die Ausdehnung der Zeichnungen sondern durch den Ton der Pigmente auszeichnen. Es ist eine bekannte Erscheinung, daß rote Zeichnungen durch gelbe und diese durch weiße (oder in umgekehrter Folge) ersetzt werden. Entweder sind es einzelne Individuen, welche in dieser Weise abweichen, oder die Art tritt normal in zwei oder drei im Pigment verschiedenen Formen auf. Sehr häufig ist der Di- und Trichromatismus auf ein Geschlecht und zwar meistens auf das weibliche beschränkt. Da rot, gelb und weiß drei chemische Stufen desselben Pigments in einer Art sind, so ist es wahrscheinlich, daß bei allen rotgezeichneten Species gelegentlich auch gelbe oder weiße Stücke erscheinen. Nach den Exemplaren im Tring Museum zu urteilen scheint es häufiger vorzukommen, daß rot durch gelb und dieses durch weiß vertreten wird als umgekehrt. Doch findet sich, wie gesagt, beides. Das Männchen von *Nemeophila plantaginis* ist weiß oder rotgelb. Von dem normal weißen *Anthocharis cardaminis* gibt es eine seltene Aberration mit gelben Flügeln. Von fast allen rotfleckigen Bärenfaltern (Arctiidae) sind gelbe Stücke bekannt. Neben dem normal gelben Weibchen der *Colias edusa* finden sich weiße. Die roten Flecke auf den Hinterflügeln vieler Papilios, besonders der Segelfalter, sind zuweilen durch gelbe ersetzt. Die Weibchen verschiedener Agaristiden erscheinen in weißen und rotgelben Formen. Die malegassische Agaristide *Rothia eriopis* ist in beiden Geschlechtern entweder gelb oder karminrot. Unter den roten Zygäiden kommen gelbfleckige Stücke vor; ebenso erscheinen normal rote Sphingiden, wie *Celerio euphorbiae*, zuweilen in einem gelben

Kleide. Und so fort. Das Auftreten solcher Varietäten ist um so interessanter, als wahrscheinlich diese chemischen Pigmentstufen auch Stufen in der Phylogenese der Arten darstellen, und also jene aberranten Individuen betreffs der Farbe Stadien in der Evolution der Species sind, welche die Art durchlaufen hat oder vielleicht einmal erreichen wird. Ob nun diese Pigmentvariation einen Sprung rückwärts oder vorwärts bedeutet, oder ob wir es nur mit einem Hemmungs- oder Beschleunigungsprozeß in dem Entwickeln des Pigments des Individuums zu tun haben, oder endlich ob der Dichromatismus auf andre Weise zu erklären ist, diese Farbenvarietäten haben nichts in den Paarungsorganen, was sie von normalen Individuen unterscheidet.

Dasselbe negative Resultat hat die Untersuchung der Arten ergeben, welche, wenigstens in manchen Gegenden, regelmäßig dichromatisch auftreten, wie *Liparis monacha* und *Amphidasis betularia*.

Die Variabilität in der Struktur der Lepidopteren ist im allgemeinen weniger auffällig als die in Zeichnung und Farbe, und wird darum von den Sammlern meist vernachlässigt. Während manche Beschreiber es für nötig erachten, alle Nuancen in der Farbe und jede Abweichung in der Zeichnung unter einem besonderen Namen zu katalogisieren, sind nur ganz wenige Strukturaberrationen mit Namen versehen worden. Und doch sollte man meinen, daß die Kenntnis der Variabilität in der Struktur wenigstens reichlich so wichtig für das Studium der Systematik wäre, als die Veränderungen der so sehr plastischen Zeichnungselemente. Es ist eben jedes Organ der Variation unterworfen und man findet auch überall Exemplare, die in dem untersuchten Organe sogenannte Aberrationen sind, wenn man nur genügend Material vergleicht. Da diese Strukturabänderungen gewöhnlich nicht auffallen, so wird weder der Fänger der Exemplare noch der Museologe, welcher das Material für die Sammlung aussucht, die Abweichung vom Normalen leicht bemerken. Darum ist es ganz dem Zufall überlassen, ob unter einer mäßig großen Anzahl Individuen bemerkenswerte Strukturvarietäten sind oder nicht. Doch gibt es Strukturen, welche in gewissen Familien so beträchtlich variieren, daß schon eine kleine Reihe von Exemplaren Abweichungen aufweisen wird. Wir haben uns oben schon auf die Variabilität des Geäders bei Lithosiiden und Chalcosiiden bezogen. Hier ist die Veränderlichkeit so groß, daß man häufig Individuen derselben Species in verschiedene Gattungen stellen müßte, wollte man die Gattungen strikte nach der Stellung der distalen Nervenäste zueinander diagno-

stizieren, wie das noch in manchen lepidopterologischen Handbüchern geschieht. Auch Syntomiden zeigen etwas Ähnliches. Bei ihnen fehlt häufig der eine oder der andre Ast. Bei den Sphingiden ist der zweite Subcostalast der Vorderflügel entweder vorhanden oder abwesend. Unter den Nachtfaltern mit Anhangszelle im Vorderflügel kommt es zuweilen vor, daß einzelne Exemplare eine doppelte oder auch gar keine Anhangszelle haben. Die Individuen der Arten, welche auf solche oder andre Weise im Geäder variabel sind, kann man natürlich ebensogut nach dem Charakter des Geäders in Varietäten gruppieren, wie man es nach der Farbe tut. Daß es nicht geschieht, ist reine Gewohnheit. Diese individuelle Variabilität im Geäder wirft zuweilen ein schlagendes Licht auf das Entstehen von spezifischen Differenzen im Geäder, wie wir sie oft bei nahe verwandten Arten antreffen. Ich will als Beispiel die Gruppe der Segelfalter nehmen, weil EIMER, der einen Teil dieser Gruppe in seiner ersten Abhandlung über Schmetterlinge behandelte, in seiner zweiten Abhandlung etwas verächtlich über die Verwertung des Geäders bei der Ableitung der Blutsverwandtschaft der Arten urteilte<sup>1</sup>, ohne allerdings mit den Verhältnissen vertraut zu sein. In dieser Gruppe verlaufen der erste und zweite Subcostalast der Vorderflügel frei in den Rand des Flügels (Fig. 1) bei einer großen Zahl amerikanischer Arten (*Papilio protesilaus*, *marcellus*, *marchandi*, *leucaspis*, und Verwandten) und bei dem paläarktischen *Papilio podalirius* und dem australischen *P. leosthenes*. Bei allen andern Segelfaltern (einschließlich aller Afrikaner) verschmilzt der erste Ast distal mit der Costalader (Fig. 2) oder anastomosiert mit ihr, ausgenommen in dem brasilianischen *bellerophon*, dem der erste Ast fehlt. Bei einer geringen Zahl von Arten treffen wir ein gleiches Verhalten im zweiten Subcostalast (Fig. 3). Dies ist der Fall in den amerikanischen *P. orabilis*, *hippodamas*, *serville* und *salvini*, und in dem papuasischen *P. wallacei*. Wir haben also eine vollständige Stufenfolge in dem Verhalten dieser Adern, und da der freie Verlauf zweifellos das frühere phyletische Stadium darstellt, so hat das Auffinden individueller Variabilität in diesen Adern natürlich hohes Interesse vom systematischen wie biogenetischen Standpunkte. Die Arten sind nun in jenen Charakteren recht konstant. Ich bin aber bei der Durchsicht von Serien aller Arten doch auf die Variabilität gestoßen, welche nach der Entwicklungslehre da sein sollte. Während, wie

<sup>1</sup> Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. II. Teil. S. 59 (1895).

gesagt, in *Papilio wallacei* der zweite Subcostalast stets mit der Costalader in Anastomose steht, finden sich unter den Exemplaren der nächstverwandten Art (*P. macfarlanei*), welche normal einen freien zweiten Subcostalast besitzt, ganz vereinzelt Individuen, bei welchen jene Anastomose auch eingetreten ist. Diese Individuen von *P. macfarlanei* springen also im Geäder zu einer andern Art hinüber, die auf einer weiter vorgeschrittenen Stufe steht.

Unter den afrikanischen Segelfaltern gibt es keine Art, in welcher normalerweise der zweite Subcostalast mit der Costalader in Ver-

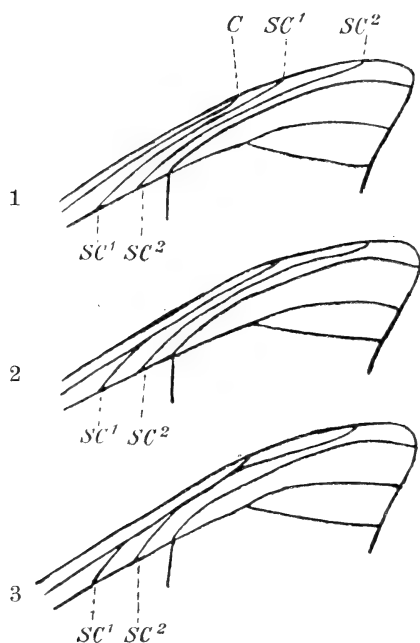


Fig. 1—3.

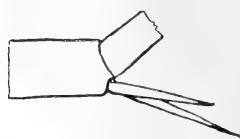


Fig. 4.

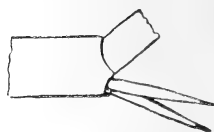


Fig. 5.

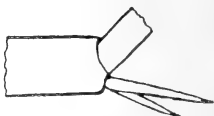


Fig. 6.



Fig. 7.

bindung steht. Jedoch treffen wir unter den Exemplaren der sehr gemeinen *Papilio polices* und *antheus* hin und wieder Exemplare an, in welchen eine Anastomose stattfindet. Während in 300 Individuen von *Papilio pylades*, welche ich daraufhin untersucht habe, die Ader überall frei ist, ist die Anastomose in drei Exemplaren von 300 *Papilio polices* in einem Flügel eingetreten, und in sechs Individuen in beiden Vorderflügeln. Viel häufiger findet sich die Anastomose in dem ganz nahe verwandten *P. columna* (= *tragicus*), der auch in der Zeichnung weiter vorgeschritten ist als *polices*; von 53 Exem-

plaren haben 9 die Anastomose in einem Flügel und 9 in beiden. Hier haben wir also ein Vorwärtsgehen in einen Zustand, welchen — um die Sprache der Entwicklungstheorie zu gebrauchen — die Art einmal in allen Individuen erreichen wird<sup>1</sup>, der aber noch von keiner afrikanischen Art erreicht ist.

Diese Geäder-Varietäten, welche mit Recht als phyletische Stufen in der Entwicklung des Geäders angesprochen werden dürfen, sind aber durchaus nicht der Anfang zur Trennung der einen Species in zwei Tochterarten, von denen ähnlich wie bei *P. macfarlanei* und *wallacei*, die eine die Anastomose des zweiten Subcostalastes haben würde und die andre nicht. Wenn wir die *policenes*-Individuen mit Anastomose als *A* und die mit freier Ader als *B* bezeichnen, so klingt es allerdings sehr schön, wenn man sagt, daß Form *B* auf einer niedrigeren Stufe stehen geblieben ist (Epistase) als Form *A* und daß daher infolge der Weiterentwicklung von *A* und des Stehenbleibens von *B* die Art sich in zwei Teile spalten wird<sup>2</sup>. Nichts dergleichen kann eintreten, da *A* und seine Nachkommen ganz fälschlich als verschieden von *B* und seinen Nachkommen vorausgesetzt werden. Die Unbeständigkeit des zweiten Subcostalastes steckt sowohl in den Individuen, bei denen er frei ist, als in den Exemplaren, welche die Anastomose zeigen. Die Paarungsorgane der Individuen *A* sind dann auch ganz denen der Individuen *B* gleich. Der Dimorphismus im Geäder ist nicht mit einem Dimorphismus in den Copulationsorganen verbunden.

Die Variabilität anderer Organe als der Flügel kann in gleicher Weise geprüft werden. Die Länge des Rüssels, die Zahl der Fühlersegmente, die Stacheln der Tibien, das Klauenglied der Tarsen usw., sind variabel und, wie das Geäder, für die Untersuchung ohne besondere Schwierigkeit zugänglich. Ich will nur noch ein solches Organ hier speziell heranziehen. In der amerikanischen Sphingiden-Gattung

---

<sup>1</sup> Man spricht in der Entwicklungslehre oft von generischen Charakteren im Gegensatz zu spezifischen. Es gibt aber ebensowenig eine allgemeine Definition von generischen morphologischen Merkmalen, als es eine solche von spezifischen gibt. Die obige Variabilität eine Veränderlichkeit in generischen Charakteren zu nennen, weil eine (etwas oberflächliche) Schmetterlingssystematik die Genusdiagnosen vielfach nur auf Geädderdifferenzen basiert hat, würde ein Wandern im Kreise sein. Geädderunterschiede sind individuell, spezifisch, generisch, oder sind auch Merkmale für Unterfamilien und höhere systematische Kategorien.

<sup>2</sup> EIMER, Orthogenesis. S. 21 (1897); PIEPERS, Mimicry, Selektion, Darwinismus. S. 407 ff. (1903).

*Xylophanes* unterscheiden sich die Arten zum Teil in der relativen Länge der beiden Endspornen der Mitteltibien. Denkt man sich das Bein nach hinten gestreckt, so ist bei den Sphingiden der äußere Sporn normal kürzer als der innere (Fig. 4). Unter *Xylophanes* gibt es aber auch Arten, in denen die Spornen gleiche Länge haben (Fig. 5), und viele andre, bei denen der innere Sporn kürzer ist als der äußere (Fig. 6). In ein paar Arten ist das Längenverhältnis der Spornen schwankend. In *Xylophanes amadis* ist der äußere Sporn so lang als der innere oder kürzer, und in *Xylophanes chiron* ist er so lang als der innere oder länger. Was also bei der Mehrzahl der *Xylophanes*-Arten ein ziemlich konstantes spezifisches Merkmal ist, ist bei diesen beiden Arten individuell variabel. Während nun z. B. die Stücke von *X. chiron* mit gleich langen Spornen in dieser Beziehung mit dem nahe verwandten *X. rhodochlora* übereinstimmen, und die Exemplare mit ungleichen Spornen in diesem Charakter dem noch näher verwandten *X. crotonis* gleichen, finden wir in den Copulationsorganen nichts, das die in den Spornen *rhodochlora*-artigen Individuen von den *crotonis*-artigen unterscheidet, obwohl sonst individuelle Merkmale in den recht eigenartigen Paarungsorganen des *chiron* leicht nachzuweisen sind.

Wir haben also überall eine negative Antwort auf die Frage erhalten, ob die Farben- und Strukturvarietäten einer Species, welche am gleichen Orte und zu gleicher Zeit vorkommen, wenigstens hin und wieder Unterschiede in den Paarungsorganen aufweisen (s. S. 166). Damit ist aber nicht gesagt, daß diese Organe in den zusammen lebenden Individuen einer Art ganz konstant sind. Das ist durchaus nicht der Fall. Man trifft ganz auffällige Abweichungen vom normalen Zustande, und auch der normale Zustand zeigt Schwankungen innerhalb gewisser Grenzen. Die Schwankungen sind besonders bei jenen Arten deutlich, in denen Leisten und Fortsätze des Greifapparates mit Zähnen versehen sind, welche in Zahl und Länge nicht konstant sind. Der Sägeteil der Valvenleiste des *Papilio machaon* ist gewöhnlich gerade; in einem unsrer griechischen Stücke ist er in der Mitte ausgeschnitten (Fig. 7). Die Valvenleiste der westafrikanischen Form des *Papilio dardanus* ist, wie Fig. 54 zeigt, eine einfache messerförmige Säge. Unter mehr als hundert Exemplaren habe ich jedoch ein Stück gefunden, in welchem die Leiste einen langen dorsalen Fortsatz trägt (Fig. 56). Da es Schmetterlingsarten gibt, welche man mit Sicherheit nur an den Paarungsorganen erkennt, so könnte man daran denken, daß dieses in der Zeichnung normale



Stück von *Papilio dardanns* und ähnlich in den Paarungsorganen vom normalen Zustande abspringende Individuen anderer Arten den Mutationen entsprächen und, wie von diesen behauptet worden ist, etwas Neuentstandenes wären. Ein Vergleich mit den Valvenleisten der andern *dardanus*-Formen zeigt aber ohne weiteres, daß wir es in jenem Stücke mit einem Rückschlage zu tun haben.

Die größeren wie die geringeren Abweichungen in den Paarungsorganen sind nicht von entsprechenden Schwankungen in der Zeichnung oder Form der Flügel begleitet. Daß es so ist, erscheint ganz natürlich, wenn wir bedenken, daß ja die Individuen einer Lokalität in Copulationsgemeinschaft stehen und mithin ein dem Durcheinanderpaaren hinderlicher Dimorphismus nicht zustande kommen kann. Nun ist allerdings verschiedentlich behauptet worden, daß die Individuen einer Art an einem Orte nicht immer eine Paarungsgemeinschaft bilden. Man hat Beobachtungen angeführt, welche zeigen sollen, daß die Individuen einer Farbenvarietät Copulation mit Angehörigen derselben Varietät vorziehen, so daß die in der Färbung getrennten Individuen auch betreffs der Paarung voneinander gesondert sind. Sollte so etwas bei den von mir untersuchten Schmetterlingen wirklich vorkommen, so hat diese Sonderung der Farbenvarietäten in entsprechende Paarungsgemeinschaften keinen umbildenden Einfluß auf die Copulationsorgane und kann daher auch nicht zur Bildung von solchen neuen Arten führen oder geführt haben, welche sich in den Copulationsorganen unterscheiden. Für unsre Untersuchung kommt die Erscheinung, auch wenn sie etwas Tatsächliches ist, nicht weiter in Betracht<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Meine Gründe, die Richtigkeit der oben angezogenen Beobachtung betreffs Schmetterlingen anzuzweifeln, sind die folgenden. Prof. POULTON, in der schon mehrfach erwähnten sehr instruktiven Präsidentenrede (Proc. Ent. Soc. London for 1903: What is a Species?) beruft sich in dieser Beziehung auf zwei Autoren:

1) BATES kam durch seine Beobachtungen an variablen Lepidopteren am Amazonenstrom zu der Überzeugung, daß bei gewissen Tagfaltern gleichfarbige Individuen einander betreffs Paarung vorzügen, d. h. öfter in Copulation getroffen wurden als ungleiche Stücke. — Die speziellen Fälle, die BATES zu der Ansicht gebracht haben, kann ich nicht nachprüfen, da BATES meines Wissens die Arten nicht namhaft gemacht hat. Zu BATES' Zeit aber blühte in England noch die HEWITSONSche Methode in der Untersuchung der Schmetterlinge. Was BATES daher als Varietäten einer Art ansah, mögen sehr wohl verschiedene Arten gewesen sein. Betreffs der Papilios des Amazonenstromes ist er nachweislich vielfach in solche Fehler verfallen. Als Tatsache kann ich daher die obige Beobachtung nicht ansehen.

Es gibt aber eine zweite Kategorie von nicht geographisch getrennten Varietäten, die häufig jede in sich eine Paarungsgemeinschaft bilden. Das sind die Zeitformen. Bei den Arten, in welchen die eine Generation geschlechtsreifer Individuen verschwunden ist, ehe die andre auftritt, sind diese Generationen betreffs Paarung voneinander so gesondert wie eine Art von der andern. Dieser Punkt ist im Auge zu behalten, weil er uns gestattet, einen Schluß auf den Wert des Zusammenpaarens als Umwandlungsfaktor zu ziehen.

In den gemäßigten Zonen, wo das Leben der Insekten im Winter ruht, ist die Generation der Schmetterlinge, welche den Winter im Puppenzustande zubringt, im allgemeinen von der aus ihr hervorgehenden nächsten Generation, welche ihre ganze Verwandlung im Sommer durchmacht, mehr oder weniger deutlich morphologisch unterscheidbar. Die Art besteht also aus einer Frühjahrs- und Sommergeneration und einer oder mehreren Sommergenerationen, welche zueinander im Verhältnis von Vorfahren und Nachkommen stehen. Wenn die Individuen einer Generation zu ungefähr gleicher Zeit auskommen, so liegt gewöhnlich eine Periode zwischen den Erscheinungszeiten der Generationen, in welchen man keine (geschlechtsreifen) Individuen der Species trifft. Häufig fliegen aber abgeflatterte Stücke der Elterngeneration mit frischen Stücken der Tochtergeneration zusammen. Wahrscheinlich sind die Frühjahrs- und Sommergenerationen aller Schmetterlinge eines Gebiets mit scharfem Gegensatze von Sommer und Winter verschieden, wenigstens bei denjenigen Arten, welche als Puppen überwintern. Die höheren Teile Nordindiens haben eine unserm Winter entsprechende kalte und zugleich trockene Periode,

2) Der bekannte Lepidopterolog R. TRIMEN hat aus Südafrika häufig in Paarung gefundene Exemplare erhalten, bei welchen beide Geschlechter derselben Farbenvarietät angehörten. — Da es sich um Südafrikaner handelt, welche zum guten Teile zeitlich dichromatisch sind, so ist der Zeitunterschied im Auftreten der Farbenvarietäten genügend, das Paaren ähnlicher Exemplare zu erklären. Die von Herrn R. TRIMEN in Natal selbst gemachte Beobachtung an *Byblia ancatara* (= *acheloia* = *goetzii* Auct.) ist gleichfalls von ganz unsicherem Werte. Diese *Byblia* erscheint in zwei Formen, von denen die eine auf der Unterseite blaß und die andre schokoladebraun ist. Herrn TRIMEN fiel die große Übereinstimmung der Geschlechter in den gefundenen Paaren auf. Leider war es TRIMEN nicht bekannt, daß es in Natal zwei einander sehr ähnliche Arten gibt, die beide dichromatisch sind. Gehörten nicht vielleicht die hellen Paare der einen Art und die dunklen Paare der andern an? Vgl. S. 177, Fig. 8—11.

Es sollten genaue Beobachtungen über das Paaren gemacht werden. Die Resultate würden von Wichtigkeit sein, ob sie nun die obige Frage ganz verneinen oder nicht.

welche auf die Schmetterlinge denselben Einfluß hat wie unser Winter. Die Frühjahrsgeneration ist häufig auffällig von den Generationen des nassen und warmen Sommers verschieden<sup>1</sup>. W. DOHERTY war der erste, welcher diese Beobachtung außerhalb der nördlichen gemäßigten Zone machte und zwar in Nordwestindien (Kumaon). Da die Frühjahrsgeneration dort (wie in andern Teilen der Südabhänge des Himalaja) noch in der kalten Trockenzeit vor Eintritt der warmen Sommerregen fliegt, so spricht man auch von der Trockenform im Gegensatz zu der Regenform. Seitdem sind solche Zeitformen vielfach in andern Gegenden der Tropen, besonders in der orientalischen und der äthiopischen Region gefunden worden. Allerdings glaube ich, daß viele sogenannte Zeitformen der Tropen wirklich nicht zeitlich sind, sondern daß wir es mit Dimorphismus innerhalb einer Generation zu tun haben, in ähnlicher Weise wie bei der Nonne (*Liparis monacha*), von der die schwarzen und die weißen Exemplare aus einem Eigelege stammen und zu gleicher Zeit fliegen. Die Daten gefangener Stücke im Tringmuseum und die Tatsache, daß MARSHALL in Südafrika aus den Eiern eines Weibchens zwei Zeitformen erzog, berechtigen mich zu dem Zweifel. Die Frage ist wichtig genug, um auch da noch fernere Untersuchungen zu verlangen, wo man jetzt schon gewohnt geworden ist, ohne weiteres von Zeitformen zu sprechen. Denn handelt es sich um zeitlichen Dimorphismus, so sind die Varietäten zwei Paarungsgemeinschaften; ist die Variabilität aber nicht zeitlich, so haben wir nur mit einer Paarungsgemeinschaft zu tun. Im letzteren Falle ist, wie wir oben gesehen haben, ein dem Dimorphismus in den Flügeln entsprechender Dimorphismus in den Copulationsorganen nicht zu erwarten. Dahingegen sind, wegen der zeitlichen Trennung der Copulationsgemeinschaften, a priori keine Gründe für die Abwesenheit von Unterschieden in den Paarungsorganen der Zeitformen vorhanden. Denn wenn etwa unter den Ursachen des Entstehens von Zeitformen solche sind, welche die Fortpflanzungsorgane beeinflussen, so ist nicht einzusehen, weshalb die Copulationsorgane der Generationen nicht ebenso verschieden werden sollten wie die Flügel, weil doch die eine Generation betreffs Paarung unabhängig von der andern ist und darum jede ihre besonderen Paarungsorgane haben könnte, ohne daß das Fortbestehen der Species in Frage gestellt würde. Von diesem Gesichtspunkte aus begann ich vor zehn Jahren

<sup>1</sup> EIMER war in dem Irrtum befangen, daß der Winter Nordindiens naß und der Sommer trocken sei.

die Untersuchung der Copulationsorgane von Zeitformen und hoffte daher, hier solche Unterschiede zu finden, die klär beweisen würden, daß Differenzen in diesen Organen nicht immer artlich sind. Ich habe bisher fast nur Zeitformen untersucht, welche in den Flügeln merkliche Verschiedenheiten zeigen. Man sollte der Vollständigkeit halber auch die Individuen von Frühjahrs- und Sommergenerationen vergleichen, die äußerlich gleich zu sein scheinen. Ich habe das nur in wenigen Fällen tun können, weil mir das betreffende, genügend genau datierte Material fehlt. Die Zeitformen, welche den Eindruck von Arten machen und meist als solche beschrieben sind, haben meine Erwartungen nicht erfüllt.

Eine Reihe Papilios (*marcellus*, *sarpedon*, *eurypylus*, *cloanthus*, *podalirius*, *bianor*, *polycctor*, *machaon*, *xuthus* usw.), viele Pieriden (*Teracolus*, *Pieris*, *Terias*, *Catopsilia* usw.), eine große Anzahl Nymphaliden (*Araschnia*, *Precis*, *Byblia*, *Leucostichus*, *Melanitis*, *Mycalesis*, *Acraea* usw.), sowie Lycäniden, Sphingiden, Lasiocampiden und Geometriden sind als zeitlich dimorph bekannt. Die Unterschiede in der Färbung und häufig auch in dem Umriß der Flügel und in der Größe sind manchmal viel bedeutender, als die Unterschiede zwischen verwandten Arten. In der älteren Systematik, wo man nach der Quantität der Differenz urteilte, waren solche weit über die gewöhnlichen artlichen morphologischen Grenzen hinausgehenden Varietäten etwas Wunderbares und die Grundlagen der Arbeiten des Systematikers Erschütterndes. Jetzt, wo wir wissen, daß körperliche Unterschiede als solche nicht artlich sind, und wo wir daher zwischen Qualität und Quantität unterscheiden, erscheint es als etwas Selbstverständliches, daß körperliche Differenzen zwischen den Varietäten einer Art bis über jedes erwartete Maß hinauswachsen können, ohne jemals zu artlichen Unterschieden zu werden, ohne jemals die Varietäten zu Arten zu machen. Wenn z. B. ein starker Unterschied im Flugvermögen der Individuen das Bestehen einer Art nicht gefährdet, so steht a priori dem nichts entgegen, daß ein Teil der Art flügellos wird, während der andre Teil stärker entwickelte Flügel erhält und dennoch diese beiden morphologisch ungleichen Individuengruppen im Verhältnis von Geschwistern (individueller Dimorphismus) oder von Eltern und Nachkommen (zeitlicher Dimorphismus), also in allernächster Blutsverwandtschaft stehen bleiben. Ein recht großer Prozentsatz der Systematiker steht jedoch auch heute noch auf jenem alten Standpunkte der rein quantitativen Speciesunterscheidung.

Als Beispiel der Arten, welche in Farbe sehr stark zeitlich differieren, dagegen nicht in der Form des Flügels und der Größe, führe ich die afrikanischen Arten von *Byblia* an, welche wir schon oben Gelegenheit zu erwähnen hatten (S. 174, Fußnote). Fig. 8 stellt die Regenform und Fig. 9 die Trockenform von *B. ilithyia*, und Fig. 10 u. 11 die entsprechenden Formen von *B. anvatara* dar; die Figuren sind von Exemplaren aus Natal genommen. Ein oberflächlicher Beobachter wird verleitet sein, Fig. 8 u. 10 und Fig. 9 u. 11 als artlich zusammengehörig anzusehen; oder aber er wird schließen,

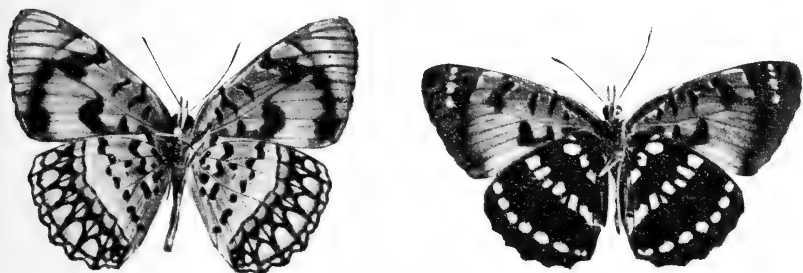


Fig. 8 und 9. Regen- und Trockenform von *Byblia ilithyia*.

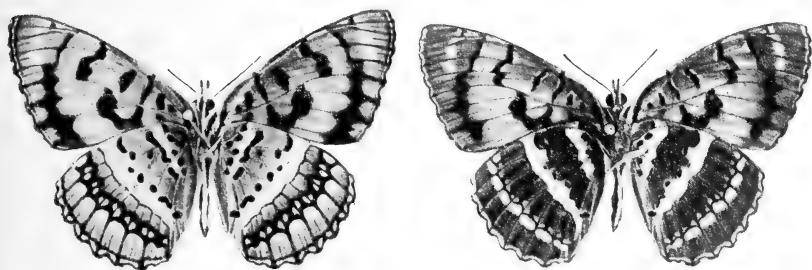


Fig. 10 und 11. Regen- und Trockenform von *Byblia anvatara*.

was namhafte Lepidopterologen gethan haben, daß, wenn Fig. 8 u. 9 zu einer Art gehören, auch 9 und 10 Individuen dieser selben Art darstellen. Die Paarungsorgane der beiden Arten sind konstant verschieden, während sie bei den beiden Formen jeder Art gleich sind.

Während bei einigen Heteroceren die Exemplare der Sommergeneration kleiner als die Frühjahrsstücke sind (z. B. in *Selenia*), sind bei manchen Tagfaltern die letzteren bedeutend kleiner als die ersteren. Ich erinnere an *Papilio ruthus*, *marcellus*, *bianor* usw. Es ist fast immer ein beträchtlicher Farbenunterschied mit der Ab-

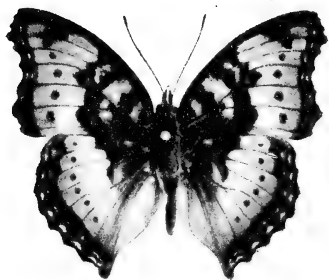
weichung in der Größe verbunden (Fig. 12, 13, *Papilio bianor maacki* vom Amur). Die besten Beispiele für Zeitformen, die sich in Farbe,



Fig. 12.



Fig. 13.

Fig. 14 und 15. Regen- und Trockenform von *Precis euama*.Fig. 16 und 17. Regen- und Trockenform von *Precis antilope*.

Zeichnung, Größe und Flügelform zugleich unterscheiden, sind eine Anzahl afrikanischer Arten der Gattung *Precis*, welche in die Ver-

wandtschaft unsrer *Vanessa* gehört. Außer in *Precis octavia*, welche in einer roten und einer blauen Form auftritt, ist die Zusammengehörigkeit der betreffenden Varietäten in *Precis antilope* und *Precis archesia* durch Zucht bewiesen. Nach unsern Untersuchungen des Genus<sup>1</sup> sind auch *Precis cuama*, *pelarga*, *actia* und *sinuata* in derselben Weise dimorph wie *antilope*. Die Trockenformen von *Precis cuama* (Fig. 15) und *Precis antilope* (Fig. 17) sind einander recht ähnlich, während die Regenformen dieser Arten (Fig. 14, *cuama*; 16, *antilope*) etwas stärkere Unterschiede zeigen. Die Geringfügigkeit der Differenz in den Flügeln zwischen den beiden Arten im Gegensatz zu dem Unterschiede zwischen den Varietäten jeder Art geht zur Genüge aus den Figuren hervor. Die Paarungsorgane der Männchen der einen Art sind gar nicht mit denen der andern zu verwechseln (Fig. 18, *antilope*; 19, *cuama*), und auch die Weibchen



Fig. 18.



Fig. 19.

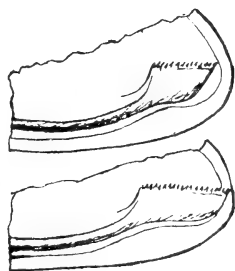


Fig. 20 und 21.

sind leicht an den verschieden gebildeten Vaginalsegmenten zu erkennen, während keine Unterschiede in diesen Organen bei den Varietäten jeder einzelnen zu sehen sind. Dasselbe Resultat ergab die Untersuchung der andern dimorphen *Precis*.

In der ganzen Reihe der von mir geprüften Fälle von zeitlichem Dimorphismus bin ich nur auf eine einzige Art gestoßen, bei der die Paarungsorgane in den beiden Zeitformen nicht übereinstimmen. Diese Art ist *Papilio xuthus*. Der distale, gezähnte Teil der Leisten auf der Innenseite der Valve ist in der Sommerform von *P. xuthus* (Fig. 21) im Vergleich zur Länge schmaler als in der Frühjahrsform (Fig. 20). Der Unterschied (die Figuren stellen Extreme dar) ist allerdings so gering, daß ich ihn früher übersehen habe und ihn erst nach wiederholter Durchsicht der mir als zeitverschieden be-

<sup>1</sup> Nov. Zool. X. p. 511 (1903).

kannten Arten entdeckte. Es ist die Differenz auch nicht ganz konstant; immerhin kann man bei etwa 90% der Männchen an der Valvensäge allein erkennen, ob das Exemplar zur Frühjahrs- oder zur Sommerform gehört. Die Verschiedenheit in der Säge ist offenbar nicht eine bloße Begleiterscheinung des Unterschiedes der Individuen in der Größe. Denn in den größten Stücken der Frühjahrsform, welche den kleinen Sommerstücken in Größe nicht nachstehen, findet sich der Unterschied auch. Die Bedeutung des Nachweises dieser Variation liegt auf der Hand, da hiermit gezeigt ist, daß eine Kombination von Unterschieden in den Paarungsorganen mit solchen in andern Körperteilen (z. B. den Flügeln) nicht immer artlich ist. Die große Seltenheit des Vorkommens von solchen zeitlichen Differenzen wie in *P. xuthus* aber zeigt, daß entweder der Veränderung dieser Organe in den Zeitformen Hindernisse entgegenstehen, oder daß die Ursachen der zeitlichen Variabilität keinen oder ganz selten einen geringen Einfluß auf die Paarungsorgane ausüben. Ob nun die eine oder die andre Alternative richtig ist, so viel steht fest, daß wir gegenüber der großen Zahl von untersuchten nichtgeographischen Varietäten, welche keine Unterschiede in den Paarungsorganen aufweisen, und gegenüber der Masse der Arten, welche in diesen Organen verschieden sind, nur den einen Fall von *P. xuthus* haben, in dem eine schwache und nicht konstante Differenz in den Zeitformen sichtbar ist. Mit Ausnahme der Formen von *P. xuthus* entsprechen also keine der nichtgeographischen Varietäten der S. 173 gestellten Forderung, daß unter denjenigen Varietäten, welche beginnende Arten sind, solche sein müssen, welche sich in den Copulationsorganen unterscheiden.

Wir kommen nun zu der Untersuchung der geographischen Varietäten.

### Geographische Variabilität.

Beim Vergleich verschiedener Gebiete begegnet man zweierlei Unterschieden in der Zusammensetzung der Fauna. 1) Es gibt Tiere in dem einen Gebiete, welche in dem andern durch nichts Ähnliches vertreten sind; wie z. B. in Frankreich viele osteuropäische *Carabus* fehlen, dagegen andre Arten vorkommen, die sich nicht im Osten finden. 2) Es gibt in dem einen Gebiete Tiere, welche in dem andern durch ganz ähnliche, konstant oder nicht konstant abweichende Formen vertreten sind; wie z. B. das englische Rotkehlchen oder der englische *Carabus arvensis* zwar mit den betreffenden deutschen Tieren nahe übereinstimmen, aber doch nicht mit ihnen identisch sind. Die erste



Art faunistischer Unterschiede trennt die Faunen und läßt vielfach Schlüsse auf erdgeschichtliche Umwandlungen der Gebiete zu (Zoogeographie), während die zweite Art faunistischer Unterschiede zugleich trennt und verbindet und darum Schlüsse auf die Umwandlung der betreffenden Tierform gestattet (Evolution der Arten). Die Kenntnis dieser zweiten Art Unterschiede war Mitte vorigen Jahrhunderts noch außerordentlich gering. In ganzen Disziplinen der systematischen Zoologie kannte man eigentlich nur fertige Arten, z. B. in der Ornithologie. Die Entdeckungen von WALLACE und BATES trugen viel dazu bei, diesen alten Standpunkt zu untergraben. BATES war in der Tat fast ganz modern betreffs der Schlüsse, welche er für die Systematik aus seinen Erfahrungen über geographische Variabilität zog. »Differences in one or a few individuals in a locality where the typical form prevails, I have treated as simple varieties«, sagt er in seinen *Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley*<sup>1</sup>, »others of more importance, either through the increased amount of difference and the tendency to occur only in certain localities, or through prevailing amongst all the individuals in a locality to the exclusion of the type, I have considered local varieties or sub-species. The next grade of forms, that in which the differences would generally be considered of a specific character, and which involve all the individuals in the locality, but which at the same time have all the appearance of geographical varieties, I have thought it best to treat as doubtful species . . . . Local varieties are sometimes of a slight nature, whilst at others assume forms so well defined that it is difficult to exclude them from the category of full species.«

Es ist zu bedauern, daß BATES seine Erfahrungen über die geographische Variabilität der Schmetterlinge nicht eingehend unter Rücksichtnahme auf andre Charaktere als Zeichnung durchgearbeitet hat. Er wäre sicherlich wie wir zu dem Resultate gekommen, daß bei der Entstehung seiner local varieties or subspecies das Selectionsprinzip nicht die Rolle spielt, welche er ihm bei oberflächlicher Betrachtung der geographischen Variabilität zuschreiben zu müssen glaubte.

Die Stufen der Variabilität, welche BATES am Amazonasstrom beobachtete, kann jeder Systematiker auch in Europa auffinden. Es ist eben eine allgemeingültige Tatsache, daß es alle Grade gibt zwischen dem Gleichsein der Individuen zweier Gebiete und dem

<sup>1</sup> Trans. Ent. Soc. London. (2.) V. p. 353 (1861).

morphologisch konstant und scharf Verschiedensein. Eine vollständige Gleichheit der Gesamtheit der Individuen einer Art in zwei Gebieten kommt selten (wenn überhaupt) vor. Es ist das, was an einem Orte normal (= am häufigsten vorhanden) ist, in einem andern Gebiete nicht das Normale. Der Normalpunkt ist verschoben. Ist der Normalpunkt derselbe, so können die Grenzen der Variabilität verschoben sein, entweder beide nach oben oder beide nach unten, oder die eine nach oben und die andre nach unten. Es kann ferner das eine Organ gleich sein und ein andres verschieden. Oder es gibt in einem Gebiete zwei Normalpunkte in bezug auf ein oder mehrere Organe (die Art ist dimorph), während dieselbe Art in dem andern Gebiete einen Normalpunkt hat (= monomorph ist). Genaue Untersuchungen über eine solche Variabilität können natürlich nur an großen Reihen von Individuen angestellt werden, von denen man mit einem gewissen Grade von Sicherheit annehmen darf, daß sie die Variabilität der Art in dem betreffenden Gebiete repräsentieren. Unter solchen Verhältnissen ist es natürlich, daß der Systematiker, welcher seine Schlüsse auf ein geringes Material basiert — wie es früher fast durchweg geschah, da die »Sammler« und die Museen, nicht immer aus Rücksicht auf Raum, sich damit begnügten, ein oder ein paar Exemplare als »Vertreter der Art« aufzubewahren —, oft zu ganz entgegengesetzten Ansichten betreffs der Gleichheit oder Verschiedenheit der Individuen aus zwei Gebieten kommen. Es sind ja auch heutzutage die Sammlungen noch weit davon entfernt, ausreichendes Material für solche Untersuchungen zu bieten. Existiert doch z. B. nicht eine einzige Sammlung, die genügend Exemplare von Schmetterlingen aus den verschiedenen Gebieten Europas enthält, um ein wirklich eingehendes Studium der geographischen Variabilität zu gestatten. Die Systematiker werden in dieser Hinsicht immer noch mehr spezialisieren müssen.

Es ergibt sich ferner aus dem eben Gesagten, daß man auch zu entgegengesetzten Meinungen kommen kann, wenn den Schlüssen des einen Systematikers dieses Organ und denen des andern jenes zugrunde liegt. Dieser Punkt ist sehr wichtig für das Verständnis der geographischen Variabilität. Der Systematiker untersucht ja in den meisten Fällen nur einen Teil des Tieres, gewöhnlich nur einen kleinen Teil. Könnte er jedes Organ in gleich eingehender Weise vergleichen, wie der Mammaloge die Haut und das Skelett und der Ornithologe die Haut, so würden auch noch Unterschiede in den geographisch getrennten Individuen einer Art gefunden werden, wo

wir jetzt noch die Exemplare für gleich halten. Unsre Erfahrungen bei Schmetterlingen weisen ganz darauf hin. Vielseitigkeit in der Untersuchung und Intensität sind Forderungen in der Systematik, denen mit dem Fortschreiten der Kenntnisse immer mehr entsprochen werden wird, auch in jenen Disziplinen, wo die Liebhabermethoden noch vorherrschen, wie in der Entomologie, Conchyliologie und Ornithologie. Ich erwähne zur Erläuterung nur einige charakteristische Fälle, welche sich zugleich auf unsre spezielle Frage beziehen.

Der afrikanische *Papilio phorcas* findet sich von Sierra Leone bis Angola und geht ostwärts bis über das Seengebiet hinaus. Fast alle Exemplare östlich vom Victoria Nyanza, besonders die von Kikuyu, sind von den westlichen durch eine größere Unterbrechung der



Fig. 22.



Fig. 23.



Fig. 24.



Fig. 25.

grünen Binde des Vorderflügels und einige andre Kleinigkeiten verschieden. Die Kongostücke (Fig. 23) sind im allgemeinen größer als die Exemplare von der Goldküste und Sierra Leone (Fig. 22), sind aber weder in der Größe noch in der Zeichnung konstant von ihnen unterscheidbar. Diese Kongoexemplare weichen aber in dem Paarungsorgane (Fig. 24) konstant von den nordwestlichen Individuen ab (Fig. 25), während sie in diesen Organen mit den in der Färbung verschiedenen östlichen Formen des *phorcas* übereinstimmen. Nach der Zeichnung beurteilt würde man die Kongoindividuen mit den Goldküste- und Sierra Leonestücken zu einer Form vereinigen, nach den Sexualorganen aber mit den Ostafrikanern. Die ost- und westafrikanischen Stücke von dem Sphingiden *Pseudoclanis postica* können nach Zeichnung und Flügelform nicht mit Sicherheit auseinander

gehalten werden. Sie sind dagegen in den Copulationsorganen beider Geschlechter sehr verschieden<sup>1</sup>.

Der SpHINGIDE *Cephonodes hylas* findet sich in der äthiopischen Region, in der indo-malaiischen Subregion einschließlich China und Japan, und wieder in Nordaustralien. Die Individuen aus den drei Gebieten sind in der Färbung ganz gleich, weichen dagegen in den Paarungsorganen auffällig voneinander ab<sup>2</sup>.

Ganz so wie die nichtgeographische Variabilität ist auch die geographische in den einzelnen Tiergruppen, selbst bei den Arten einer Gattung, dem Grade nach verschieden. Die eine Art ist in einem weiten Gebiete ziemlich konstant (*Papilio demodocus*), während eine zweite, nahe verwandte Art (*Papilio menestheus*) in demselben Gebiete in eine Anzahl geographischer Formen aufgelöst ist. In dem einen Gebiete haben ziemlich alle Arten besondere lokale Körpermerkmale (Celebes), während in einem andern Gebiete ein weit geringerer Prozentsatz derselben Arten von denen der Nachbargebiete abweicht (Sumatra). Es hängt also die geographische Variabilität ab von der Natur der Gebiete (einschließlich alles Lebenden) und von der Natur der Species. Jedoch nicht von diesen allein. Denn es ist selbstverständlich, daß zwei Gebiete, in denen ein häufiger Zuzug von Individuen einer Art aus einem Gebiete zum andern stattfindet, für diese Art nur ein Gebiet sind, da die Individuen der beiden Gebiete eine Copulationsgemeinschaft bilden, wie die nebeneinander lebenden Exemplare. Es ist demnach zu schließen, daß die geographische Variabilität ferner von dem Grade der Trennung der geographischen Copulationsgemeinschaften beeinflusst wird. Der Grad der Trennung durch ein und dieselbe geographische Barriere ist nun wiederum je nach der Natur der Tiere verschieden. Eine Bodengestaltung, die z. B. eine Schneckenart oder ein flügelloses Insekt in eine Anzahl Paarungsgemeinschaften auftrennt, braucht für geflügelte Tiere noch keine Hindernisse der Verbreitung zu bieten. Und endlich ist es wohl nicht schwer begreiflich, daß auch die Zeit, welche seit der Abtrennung verflossen ist, ein Faktor beim Entstehen geographischer Varietäten ist.

Daß Arten nach den Fundorten variieren, war den Systematikern des 18. Jahrhunderts wohl bekannt. Wandte doch DRURY für Formen, die er für geographische Varietäten hielt, eine Nomenclatur an, die

<sup>1</sup> Nov. Zool. IX. Suppl. p. 221. t. XVI. fig. 14. 15. 16; t. XXIV. fig. 6. 7. 8; t. XXX. fig. 25; t. XXXII. fig. 12. 13 (1903).

<sup>2</sup> Ibid. p. 465. t. XLIII. fig. 15—18; t. LI. fig. 22. 23. 24.

erst in neuerer Zeit wieder für die geographische Varietät in Gebrauch gekommen ist (*Papilio cardui virginienensis*, *Sphinx ocellata jamaicensis*). Aber die Vergleichung solcher lokaler Varietäten bezog sich fast nur auf äußerlich sichtbare Charaktere. Wir wurden zuerst 1894 auf die geographische Variabilität der Paarungsorgane durch die Befunde von dem japanisch-chinesischen *Papilio alcinous* hingewiesen, von dem wir eine schwarzköpfige Form von Japan, eine rotköpfige von den Loo Choo-Inseln, und eine zweite rotköpfige Form von China kannten. Die Loo Choo-Form steht in der Färbung zwischen den beiden andern, unterscheidet sich aber in den Paarungsorganen fast gar nicht von den Japanern, während die chinesische Form in diesen Organen recht verschieden ist. Wir fanden nun unter einer Serie des Japaners ein Exemplar, das in den Copulationsorganen mit den Chinesen übereinstimmte, obwohl es in den übrigen Charakteren ganz Japaner war. Irrtümlicherweise zogen wir zu dieser Art (*P. alcinous*) noch einige andre Formen, von deren artlicher Selbständigkeit wir damals nicht überzeugt waren, und schrieben infolgedessen den Copulationsorganen des *P. alcinous* eine viel größere Variabilität zu als wirklich statt hat. Der *P. alcinous* gab aber dadurch Anstoß zu ausgedehnten Untersuchungen über den Zustand dieser Organe in den geographisch getrennten Individuen der Schmetterlingsarten. Das Resultat dieser Vergleiche an Tag- und Nachtfaltern können wir wie folgt zusammenfassen:

1) Die geographisch getrennten Individuen einer Art sind in vielen Fällen in den Copulationsorganen gleich, aber nach Farbe oder Zeichnung unterscheidbar.

2) Sie sind in ungefähr ebensovielen Fällen auch in den Copulationsorganen verschieden.

3) In selteneren Fällen sind Unterschiede in den Copulationsorganen vorhanden, aber nicht in der Farbe oder Zeichnung.

Es kommt sehr häufig vor, daß bei ein und derselben Art die Individuen aus einem Gebiet etwas Charakteristisches in den Paarungsorganen haben, während die Exemplare aus zwei andern Gebieten, obwohl äußerlich vielleicht verschieden, in diesen Organen gleich sind. Die einzige größere Insektenfamilie, in welcher die Paarungsorgane in bezug auf individuelle, zeitliche, geographische, artliche und generische Charaktere an allen zur Verfügung stehenden Arten untersucht worden sind, ist die Familie der Sphingiden. Da diese Untersuchung ein klares Bild von der Art der Veränderlichkeit dieser Organe gibt, so führen wir hier die Resultate zahlen-

mäßig an; wir müssen jedoch hinzufügen, daß die hier als geographische Varietäten behandelten Formen einer Art durchaus nicht immer durch alle Zwischengrade miteinander verbunden sind, ein Punkt, auf den wir später noch speziell eingehen werden.

1) Von den Anfang 1903 bekannten 772 Sphingidenarten sind die Copulationsorgane von 698 untersucht worden<sup>1</sup>:

Von diesen 698 Arten sind 650 an den Paarungsorganen zu erkennen; eine der Arten ist nur an diesen Organen erkennbar.

2) Von den 298 geographischen Formen sind diese Organe an 276 untersucht worden; von diesen 276 sind 131 in den Organen verschieden, während 145 keine Besonderheiten in diesen Organen haben.

Bei den zeitlichen und individuellen Varietäten haben wir keine Unterschiede in den Paarungsorganen gefunden.

Unter den *Ambulycinae* sind von 66 geographischen Varietäten 57 in den Paarungsorganen verschieden, während unter den *Choerocampinae* von 54 nur 11 verschieden sind. Da uns von manchen Arten und geographischen Formen nur einzelne Stücke vorlagen, so werden sich die Zahlen bei der Nachuntersuchung einer größeren Individuenserie etwas ändern. Es wird diese Veränderung zu gunsten des Verschiedenseins ausfallen. Denn wir haben die Copulationsorgane als gleich behandelt, wenn die ein oder zwei zur Verfügung stehenden Exemplare keine deutliche Verschiedenheit aufwiesen. Hier aber ebenso wie bei den äußeren Charakteren wird häufig ein vorhandener Unterschied erst dann merklich, wenn eine größere Reihe Individuen verglichen wird.

Stellen wir nun dieses Resultat mit den an den nicht-geographischen Varietäten gewonnenen Resultaten zusammen (S. 180), so muß jedem der gewaltige Gegensatz auffallen, in welchem die geographische Variabilität zu der nichtgeographischen steht. Auf der einen Seite haben wir trotz aller äußeren Unterschiede, welche quantitativ häufig viel größer als bei geographischen Formen, ja größer als bei Arten sind, nur einen einzigen Fall (*Papilio xuthus*) von noch dazu minimaler Verschiedenheit der Varietäten in den Copulationsorganen gefunden, und auf der andern Seite begegnen wir in fast der Hälfte der Varietäten solchen Unterschieden, die außerdem noch oft sehr stark ausgeprägt sind, ja in vielen Fällen

<sup>1</sup> Die männlichen und weiblichen Klammerapparate sind abgebildet in Nov. Zool. IX. Suppl. Taf. 15–59 (1903).

quantitativ größer sind, als Unterschiede zwischen manchen Arten verwandter Gattungen.

Ehe wir nun weiter auf die Bedeutung dieser geographischen Variabilität für die Evolution der Arten eingehen, wollen wir die gewonnenen Resultate an einem concreten Beispiele an der Hand von Figuren nachprüfen, damit jeder, unabhängig von den obigen allgemeinen Resultaten, seine eignen Schlüsse ziehen kann. Ich habe zu dem Zweck einen häufigen *Papilio* ausgewählt, der die oben nach BATES angegebenen verschiedenen Grade von Variabilität zeigt und von dem wir genügend Exemplare<sup>1</sup> haben, um die Variabilität mit einiger Sicherheit für die Richtigkeit der Resultate studieren zu können. Der *Papilio dardanus* (= *merope*) bietet außerdem den Vorteil, daß er recht charakteristische Paarungsorgane besitzt und man daher ohne große Schwierigkeit erkennen kann, ob aus ihm eine Tochterart per saltum hervorgegangen ist oder nicht.

Um den Vorwurf zu vermeiden, daß ich hier als geographische Varietäten von *Papilio dardanus* auch Formen auffasse, welche artlich verschieden sind, wollen wir uns zunächst auf diejenigen Formen beschränken, zwischen denen es keine morphologische Grenze gibt, und ich werde daher vorläufig die *dardanus*-ähnlichen Tiere aus Nordostafrika, den Komoren und Madagaskar ausschließen. Ferner, um die Sache zu vereinfachen, wollen wir zuerst nur die Männchen berücksichtigen.

Der afrikanische Kontinent, mit Ausnahme des Nordostens, wird von Sierra Leone südwärts von fünf ineinander übergehenden *dardanus*-Formen bewohnt, welche sich äußerlich hauptsächlich in der Ausdehnung der schwarzen Zeichnungen des Hinterflügels unterscheiden. In den Copulationsorganen finden sich nur Unterschiede in der Valvenleiste; die übrigen Teile des Klammerapparates sind bei allen Formen gleich und werden deshalb im folgenden nicht weiter erwähnt. Auf eine ausführliche Beschreibung der Formen können wir hier verzichten. Es gibt Exemplare mit heller und solche mit dunklerer Unterseite, was vielleicht (?!) Folge zeitlicher Variation ist. Diese Stücke sind in den Paarungsorganen nicht verschieden.

1) *Papilio dardanus cenea*, in Südafrika, nordwärts in die folgende Form übergehend. Es gibt ebensowenig eine geographische als eine morphologische Grenze zwischen dieser und der nächsten Form.

<sup>1</sup> 509 Männchen, die alle auf Verschiedenheiten in den Paarungsorganen untersucht worden sind, und 270 Weibchen, von denen aus später anzugebenden Gründen nur eine geringe Anzahl untersucht zu werden brauchte.

Das schwarze Discalband des Hinterflügels ist in fünf von unsern 30 Exemplaren zweimal unterbrochen (Fig. 26), in elf ist es vollständig (Fig. 27), während die 14 andern eine Zwischenstufe einnehmen. Die Leiste (*L*) der Valven (Fig. 29 *V*) trägt auf der Dorsalseite einen langen spitzen Fortsatz (*P*), der ebenso wie die Leiste selbst individuell etwas in der Länge variiert, diese Variabilität ist aber vollständig unabhängig von der Ausbildung des Bandes des Hinterflügels. Das in Fig. 28 dargestellte Exemplar mit proximal verwischem Randbände des Vorderflügels ist in den Copulationsorganen normal.

2) *Papilio dardanus tibullus*, von der Delagoa-Bai nordwärts bis Mombasa und der Insel Pemba, und von da nordwestwärts bis Ukamba; die westliche Ausdehnung in Deutsch-Ostafrika des von *tibullus* bewohnten Gebietes ist mir nicht bekannt. Das Band der Hinterflügel ist augenscheinlich nie unterbrochen; es ist aber zuweilen zweimal tief eingeschnürt und schließt zuweilen einen hellen Fleck der Grundfarbe ein; der Schwanz ist mehr ausgedehnt schwarz als in *cenea*; die schwarzen Marginal- und Submarginalflecke hängen gewöhnlich zusammen, eine vollständige Randlinie bildend. Die Extreme unter unsern 80 Exemplaren sind Fig. 30 und 31 dargestellt. Wir haben nur ein Stück wie Fig. 31, ein zweites ist ihm näher, alle andern nähern sich Fig. 30 oder sind ihr gleich. In zwei Exemplaren findet sich eine Reihe heller Submarginalflecke auf dem Vorderflügel (Fig. 32). Die Valvenleiste ist ganz wie in dem Südafrikaner. Die Schwankungen in der Länge der Säge, in der Abrundung der Spitze derselben, und in der Länge und Dicke des Fortsatzes hängen nicht mit Schwankungen in der Zeichnung zusammen.

3) *Papilio dardanus polytrophus* bewohnt das hochgelegene Gebiet östlich und westlich des Grabens in Britisch-Ostafrika. Unsrer Exemplare sind fast alle von dem Kikuyu Escarpment oberhalb Nairobi. Es ist eine kleine und sehr variable Form, von welcher die meisten Exemplare Fig. 34 ähnlich sind. Die Form ist nicht scharf von *tibullus* geschieden, wie Fig. 35 und 36 zeigen, und kommt auch südafrikanischen Stücken mit zweimal unterbrochener Hinterflügelbinde so nahe, daß diese beiden Formen nach keinem einzelnen Merkmale auseinander zu halten sind. Die geringere Breite des schwarzen Randbandes des Vorderflügels, das häufige Auftreten von hellen Flecken in derselben (Fig. 33), die Kleinheit der schwarzen Marginal- und Submarginalflecke des Hinterflügels und die große Reduktion des Anal-fleckes sind alles schwankende Kennzeichen, auf die kein absoluter



Verlaß ist. Die Copulationsorgane stimmen mit denen der beiden vorhergehenden Formen (*cenea* und *tibullus*) überein; doch ist die



Fig. 26.



Fig. 27.



Fig. 28.

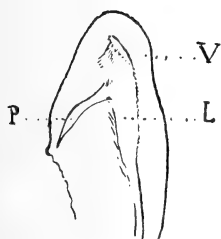


Fig. 29.



Fig. 30.



Fig. 31.



Fig. 32.



Fig. 33.



Fig. 34.

Variabilität größer. Der Fortsatz der Valvenleiste ist in zwei von unsern 81 Kikujū-Exemplaren so verkürzt wie in Fig. 39 angegeben, drei Individuen haben ihn so lang wie in Fig. 38, während er in

allen andern Stücken mehr oder weniger mit Fig. 37 übereinstimmt. Die Stellung des Fortsatzes schwankt etwas. Die Säge ist auch recht variabel in der Länge. Die Individuen, welche in solchen Abweichungen übereinstimmen, haben nichts in der Zeichnung gemeinsam, das sie von andern Individuen unterscheidet.

4) Zwischenstufen aus dem Gebiet des Victoria Nyanza. Die Individuen von *dardanus* aus den Gegenden südlich, östlich und nördlich vom Victoria-See sind in der Zeichnung zum Teil nicht von dem Ostafrikaner *tibullus* und zum Teil nicht von dem folgenden Westafrikaner *dardanus* zu unterscheiden, und stehen zum Teil zwischen beiden, oder gleichen auch Exemplaren des *polytrophus*. Da es für unsre Zwecke besser ist, diese Individuen aus dem Übergangsgebiete zwischen der östlichen und der westlichen Fauna Afrikas keiner der Formen beizugesellen, führe ich sie hier einzeln nach den Fundorten getrennt auf:

Wir haben 10 Stück von Muanza am Südufer des Viktoria-Sees. Von diesen Exemplaren hat keins eine vollständige breite Hinterflügelbinde (Fig. 40), wie die Ostafrikaner; vier haben ein zweimal durchbrochenes Band (Fig. 41). Die Valvenleiste ist wie in *cenea*, *tibullus* und *polytrophus*; aber in einigen Stücken beginnt die Säge ähnlich wie in einzelnen *polytrophus* proximal mehr plötzlich als gewöhnlich, an den Westafrikaner erinnernd. In einem der Individuen mit zweimal durchbrochener Hinterflügelbinde ist der Fortsatz durch einen kleinen Kegel vertreten, der nahe dem freien distalen Teil der Leiste steht (Fig. 42). Ein Stück mit einmal unterbrochener Hinterflügelbinde besitzt vier kleine helle Submarginalflecke in der Randbinde des Vorderflügels, außer dem gewöhnlichen Subapicalflecke.

Unser einziges Exemplar von der Südostseite des Sees stimmt in der Valvenleiste und der Zeichnung mit dem Westafrikaner überein, erinnert jedoch etwas an die Ostafrikaner durch den Besitz heller Submarginalpunkte auf der Unterseite des Vorderflügels und eines hellen Fleckes in dem hinteren Teile der Hinterflügelbinde, und ferner durch den in der Mitte ziemlich ausgedehnt schwarzen Schwanz.

Von der Ostseite des Sees, aus der Nachbarschaft von Nyangori, im Hügellande, haben wir 71 Exemplare nebst 7 Stück aus dem Nandilande. Die Individuen sind in der Zeichnung den unten behandelten Uganda-Stücken gleich; die Anklänge an die ostafrikanischen Formen sind ein wenig mehr auffallend; besonders nähern sich einige Stücke dem *polytrophus*. Die Valvenleiste ist meistens vom westafrikanischen Typus (Fig. 43). In 18% der Exemplare ist



Fig. 35.



Fig. 36.



Fig. 37.



Fig. 38.



Fig. 39.



Fig. 40.



Fig. 41.



Fig. 42.



Fig. 43.



Fig. 44.



Fig. 45.



Fig. 46.

ein kurzer oder langer Leistenfortsatz vorhanden (Fig. 44). In zwei von diesen Exemplaren ist die Leiste und der Fortsatz ganz wie in *polytrophus* und *tibullus* (Fig. 45). Die Länge der Säge sowohl wie der Leiste ist variabel; vier Individuen ohne Leistenfortsatz haben die Leiste und Säge so kurz wie die Ostafrikaner. Die Stellung des Fortsatzes ist gleichfalls variabel; zuweilen ist der Fortsatz so weit distal als in *tibullus* und in dieser Beziehung normalen Stücken des *polytrophus*, während er in andern Exemplaren nahe beim Beginn der Säge steht. Aus Uganda, von der Nordseite des Sees, haben wir eine Serie von 76 Exemplaren; die meisten stammen von Kampala und Entebbe (Ntebe). Die Individuen sind dem Westafrikaner meist gleich; ihre Variabilität ist aber etwas anders. Der Vorderflügel trägt noch recht häufig kleine Submarginalflecke, besonders auf der Unterseite; im Abdominalteile der Hinterflügelbinde steht meist noch ein deutliches helles Fleckchen und die drei Teile dieser Binde sind häufiger miteinander verbunden als in Westafrika. Es sind dies Hinweise auf die Ostafrikaner. Ein in der Zeichnung normales Stück ist in Fig. 46 dargestellt. Unter den 76 Exemplaren sind nur zwei, in denen die schwarzen Zeichnungen des Hinterflügels so ausgedehnt sind wie in Fig. 48. Während in ein paar Individuen die schwarzen Flecke des Hinterflügels kleiner sind als in Fig. 46, stehen elf Stück halbwegs zwischen Fig. 46 und 48. Ein Individuum steht ganz außerhalb der gewöhnlichen Variationsgrenzen (Fig. 47). Die Paarungsorgane von 66 Exemplaren stimmen mit denen des Westafrikaners überein (Fig. 49). Es fehlt jede Spur eines Fortsatzes an der Valvenleiste, die Leiste selbst ist länger als in den östlichen Formen, und die Säge beginnt meistens mehr plötzlich. In sechs Stück findet sich ein Ansatz eines Fortsatzes auf der Dorsalseite der Leiste (Fig. 50). Dieser kegelförmige Höcker ist viel mehr proximal als der Fortsatz der Ostafrikaner. Zu diesen sechs Exemplaren gehört das Fig. 47 abgebildete aberrante Individuum; ein zweites Stück von diesen sechs hat eine Reihe heller Submarginalpunkte auf der Oberseite des Vorderflügels, was auch unter jenen 66 vorkommt, während die andern vier ganz normal in der Zeichnung sind. Außerdem findet sich in vier von den 76 Exemplaren ein langer Leistenfortsatz (Fig. 51), der in der Länge nicht konstant ist. Einen eigentlichen Übergang von Fig. 50 zu 51 habe ich nicht gefunden. Der Fortsatz ist kürzer als in den normalen östlichen Stücken, aber länger als in Fig. 39 und 42. Die Stellung des Fortsatzes ist mehr proximal als bei diesen. Die vier Exemplare, von denen Fig. 46 eins darstellt, sind

normal in der Zeichnung; sie schlagen nicht nach den Ostafrikanern hinüber.

5) *Papilio dardanus dardanus*. Von Unyoro und dem Tanganjika-See bis zur Westküste und an dieser entlang von Angola bis Sierra Leone findet sich eine Form, welche in diesem ganzen großen Gebiete keine lokalen Abweichungen zeigt, wenn wir davon absehen, daß die Kongostücke vielfach größer sind als die nordwestlichen Exemplare, eine



Fig. 47.



Fig. 48.



Fig. 49.



Fig. 50.



Fig. 51.



Fig. 52.

Erscheinung, die auch bei einigen andern Schmetterlingen beobachtet ist. Wir haben 22 Exemplare von Unyoro und Toro, 25 aus dem Kongo-Freistaate, Angola, Kamerun und Fernando Po, und 61 Stück von der Goldküste und Sierra Leone. Von diesen 108 Exemplaren ist die Hinterflügelbinde in zwei so zusammenhängend wie in Fig. 53, einige stehen in dieser Beziehung zwischen Fig. 52 und 53, welche erstere das Normale darstellt. Der Vorderflügel besitzt in keinem Exemplare helle Submarginalpunkte auf der Oberseite und nur selten Andeutungen solcher auf der Unterseite. Auf dem Hinterflügel sind

die zwei oder drei obersten Submarginal- und Marginalflecke im Gegensatz zu *polytrophus* gewöhnlich zusammengefloßen, doch sind sie auch häufig getrennt. Der Schwanz trägt meistens einen deutlichen Aderstreifen, während die beiden Submarginalflecke vor und hinter Ader  $R^3$  nicht so oft in den Schwanz hineinragen als in östlichen Stücken mit dreiteiliger Discalbinde. Der hintere Abschnitt



Fig. 53.

dieser Binde ist in allen Individuen breit mit dem analen Randfleck verbunden, wodurch sich *dardanus dardanus* von fast allen Stücken des *dardanus polytrophus* unterscheidet. Die Form der Valvenleiste ist im ganzen Gebiete ebenso einheitlich wie die Zeichnung. Wir finden überall die lange Säge, welche proximal scharf abgesetzt ist wie in Fig. 54. Zuweilen ragt die Säge über die Spitze der Valve hinaus, zuweilen ist sie kürzer. Unter den 108 Individuen sind zwei, welche eine Andeutung eines dorsalen Leistenfortsatzes besitzen wie in Fig. 55, und eines mit langem Fortsatz (Fig. 56); die ersteren

Stücke sind von der Goldküste und Sierra Leone, das letztere Stück von der Goldküste. Keines der 47 Exemplare von den mehr südlichen und östlichen Gegenden hat eine Spur des Fortsatzes. Jene drei durch den Besitz eines Fortsatzes aberranten Individuen sind durch nichts in der Zeichnung ausgezeichnet.

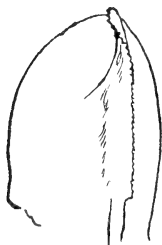


Fig. 54.



Fig. 55.



Fig. 56.

Es geht aus dieser Auseinandersetzung hervor, daß der hier behandelte *Papilio dardanus* weder in morphologisch noch in geographisch scharf begrenzte lokale Formen aufgelöst ist. Zwar können wir recht wohl eine Anzahl solcher Formen unterscheiden, aber sie sind durch die Individuen aus den Zwischengebieten miteinander verbunden, oder einzelne Exemplare der einen Form schlagen nach einer andern

Form hinüber. Gewiß kann man jedes Ostküstenexemplar von jedem westafrikanischen unterscheiden, wenn nicht an der Zeichnung, so doch an der Valvenleiste, dennoch ist weder die eine noch die andre Form eine in sich geschlossene Einheit. Die Tatsache, daß einerseits alle Individuen von Süd- und Ostafrika, Kikuju und vom Südufer des Victoria-Sees eine kurze Valvenleiste mit dorsalem Fortsatz haben, der nur in einigen Kikujustücken mäßig und einem Muanza-Individuum sehr stark verkürzt ist, und daß andererseits in der Form der westlichen Waldregion ein solcher Fortsatz in 13% der Uganda-Exemplare und in weniger als 3% der Westküstenstücke angedeutet oder mehr oder weniger ausgebildet ist, hat weitgehende Bedeutung. Zunächst zeigt uns der Befund, daß die geographischen Unterschiede in der Valvenleiste und ihrem Fortsatze nicht minimal wie in den Zeitformen von *Papilio xuthus* sind, und es geht ferner aus dem Befunde hervor, daß ein Zusammenhang zwischen der fortsatzlosen Valvenleiste und der fortsatztragenden besteht. Es fragt sich nun, ist der Zusammenhang, wie er durch jene drei Westküstenexemplare und durch die Zwischenstufen aus der Gegend des Victoria Nyanza morphologisch hergestellt wird, auch ein Beweis eines phylogenetischen Zusammenhanges zwischen den westlichen Rassen und den östlichen, oder haben wir es mit einer östlichen und einer westlichen Species zu tun, welche in den Zwischengebieten Übergangsexemplare durch Hybridisation bilden?

Abgesehen von der Seltenheit der Hybridisierung bei Tagfaltern und der Unfruchtbar- oder beschränkten Fruchtbarkeit der Schmetterlingshybriden, welche man auf diese Frage hin geprüft hat, wird die Annahme der Entstehung jener Zwischenformen durch Hybridisation durch die Charaktere der Tiere selbst zurückgewiesen. Unter unsern Ugandastücken finden sich keine Ostafrikaner und unter den Muanzastücken keine Westafrikaner. Woher sollen aber Hybriden in einer Gegend kommen, wenn die elterlichen Arten nicht da sind? Man könnte einwenden, daß die betreffenden Uganda-Individuen mit Leistenfortsatz ein Anzeichen dafür wären, daß früher Kreuzungen stattgefunden hätten. Wäre der Einwurf begründet, so müßten auch die ihnen gleichen nordwestlichen Stücke solche Hybridisationsprodukte sein, was bei der Entfernung der Gebiete ganz ausgeschlossen ist. Ebenso können wir die Annahme, daß die Muanzastücke, welche zum Teil der West- und zum Teil der Ostküstenform nahe kommen, durch Mischung zweier Species entstanden sind, zurückweisen. Die große Reduktion des Leistenfortsatzes in einem dieser Stücke ist ebenso

durch individuelle Variation zu erklären, wie die weniger starke Verkürzung dieses Fortsatzes in einigen Kikuju-Exemplaren. Denn diese Kikujuform (*polytrophus*), in welcher die schwarzen Zeichnungen mehr reduziert sind, als in der Westküstenform, kann nicht das Produkt einer Kreuzung zwischen dieser westlichen Form und der noch mehr ausgedehnten schwarzen Ostküstenform sein. Die Annahme widerspricht jeder Erfahrung über Hybridisation von Arten. Alle Anklänge der Uganda- und Kavirondostücke an Ostafrikaner, sowie die Ähnlichkeit der Kikujuform in der Zeichnung mit den Westafrikanern und ihre Übereinstimmung in den Copulationsorganen mit den Ostküstentieren sind nichts weiter als Erscheinungen der geographischen Variabilität einer einzigen Species.

Daß *Papilio dardanus* aus der Gegend des Victoria Nyanzas weder genau mit der West- noch mit der Ostküstenform übereinstimmt, wird niemand wundern, der weiß, daß eine ganze Reihe Schmetterlingsarten in jenen Distrikten durch mehr oder weniger schwach verschiedene Lokalformen vertreten sind, darunter auch solche Arten, welche nur aus zwei Formen bestehen, einer west-(oder ost-)afrikanischen und einer Victoria Nyanzaform, bei denen mithin auch diese letztere nicht durch Hybridisation entstanden sein kann (*Papilio cynorta*, *gallienus*, *Hypolimnas salmacis* usw.).

Da wir es aber mit Varietäten einer Art zu tun haben, so ist kein Grund vorhanden zu bezweifeln, daß in den Grenzgebieten die nach der einen Form hinschlagenden Exemplare mit den nach einer andern Form hinschlagenden in Paarungsgemeinschaft stehen und somit innerhalb dieser ganzen Formenreihe Kontinuität auch in dieser Beziehung vorhanden ist. Damit jedoch wird nichts an der Tatsache geändert, daß die Individuen der Westküste im scharfen Gegensatz zu den Individuen der Ostküste stehen, und daß ferner durch die geographische Trennung Blutsvermischung zwischen diesen Küstentieren ganz verhindert ist. Diese geographisch getrennten Formen der Ost- und der Westküste verhalten sich daher ganz so wie Inselformen. Das Gebiet, in welchem weder der *dardanus tibullus* noch der *dardanus dardanus* vorkommt, wird von Zwischenstufen bewohnt, welche den phylogenetischen Zusammenhang der beiden Varietäten beweisen. Im Falle von Inselformen ist kein bewohnbares Zwischengebiet vorhanden und deshalb sind Inselvarietäten vielfach nicht bloß morphologisch so verschieden wie der Ost- und Westafrikanische *P. dardanus*, sondern auch durch eine morphologische Lücke getrennt, wie es der Ost- und Westafrikanische *dardanus* sein würden, wenn



die Individuen in den Zwischengebieten etwa durch Überschwemmung, Waldbrand oder eine andre Ursache vernichtet würden. Der morphologische Unterschied zwischen den West- und Ostküstentieren bleibt aber derselbe, ob die Zwischenstufen da sind oder nicht, da diese Küstentiere von jenen Zwischenstufen aus der Gegend des Victoria Nyanzas gar nicht beeinflußt werden. Sind also diese beiden Formen Teile einer Art, so ist es selbstverständlich, daß wir verwandte Formen, die sich in gleicher Weise unterscheiden, auch als Teile einer Species ansehen müssen, ob Zwischenstufen da sind oder nicht.

Dieser Punkt wird von vielen Systematikern noch gar nicht verstanden. Die größere Mehrzahl derselben betrachtet noch immer geographisch getrennte Formen als Arten, wenn eine morphologische Lücke zwischen ihnen existiert (es gibt sogar Systematiker, welche von Arten sprachen, wenn keine morphologische Lücke da ist, so daß ein und dasselbe Exemplar, das morphologisch in der Mitte steht, zu zwei Arten gerechnet werden muß). Diese Autoren stehen mit sich selbst in Widerspruch. Erhält z. B. ein Ornithologe einen Raubvogelbalg, der mit keinem bekannten Vogel übereinstimmt, so wird er etwa zunächst aus gewissen Charakteren schließen, daß der Balg das Jugendkleid einer Art ist. Woher weiß er es? Nach Analogie mit den bekannten Arten. Sind nun die Jugendkleider aller Arten des betreffenden Genus bekannt, so wird er ferner folgern, daß er das Jugendkleid einer neuen Art vor sich hat. Und damit behauptet er, daß diese neue Art konstant von den verwandten Arten verschieden ist und nur sich selbst wieder erzeugt. Woher weiß er das, da er doch nur ein totes Stück kennt? Nach Analogie. Die Schlüsse des Systematikers, welche sich auf die toten Exemplare allein gründen, sind immer Analogieschlüsse, nichts weiter. Wenn nun aber ein Systematiker alle sich vertretenden morphologisch und geographisch getrennten Formen als Arten ansieht, dagegen die durch alle morphologischen Zwischenstufen verbundenen, aber geographisch getrennten Formen als Varietäten einer Art, so verwirft er damit als falsch denselben Analogieschluß, auf welchen er sich sonst überall verläßt. Die Systematik wird nicht zu den exakten Wissenschaften gerechnet; deshalb aber braucht sie der Systematiker nicht zu einer inexakten zu machen.

Wir sehen demnach auch keinen zureichenden Grund, den folgenden nordost-afrikanischen *Papilio* als etwas andres zu betrachten denn als geographische Form des *P. dardanus*, trotzdem er mit den vorhin behandelten Formen nicht durch alle Übergänge verbunden

ist. Dieser *Papilio* ist nämlich in beiden Geschlechtern geschwänzt, während die Weibchen der obigen Formen stets schwanzlos sind. Das Fehlen eines solchen Anhangs ist aber von keiner so großen Bedeutung, wie die Lepidopterologen annehmen, welche das Fehlen des Schwanzes im Weibchen als spezifischen Unterschied zwischen *dardanus* und *antinorii* angeben. In verschiedenen andern *Papilios* ist das Vorkommen oder Fehlen des Anhangs entweder individuell oder geographisch, z. B. in den orientalischen *P. pammon*, *P. memnon*, *P. aristolochiae* usw. und in den mexikanischen Exemplaren des *P. philenor*. Ebenso muß ich aus der Organisation zweier andrer *Papilios*, der eine von Madagaskar, der andre von den Komoren, schließen, daß sie auch nur geographische *dardanus*-Formen sind.

6) *Papilio dardanus antinorii* bewohnt Abessinien und die Nachbargebiete. Der Innensaum des Randbandes des Vorderflügels ist weniger gebogen als in den andern Formen. Es sind keine hellen Flecke in dieser Binde außer dem Subapicalfleck, der zuweilen mit dem gelblich-weißen Flügelteil verbunden ist. Das Discalband des Hinterflügels ist immer in Flecke aufgelöst; der abdominale Teil ist oft auf Ader  $M^2$  eingeschnürt, selten in zwei Teile getrennt; er hängt gewöhnlich mit dem analen Randfleck durch einen mehr oder weniger breiten Strich zusammen, jedoch fehlt die Verbindung auch zuweilen, die schwarzen Marginal- und Submarginalflecke des Hinterflügels sind ganz variabel in Größe und Zahl. Der Schwanz trägt häufig nur einen dünnen Mittelstrich, ist aber zuweilen mit einem schwarzen Flecke von variabler Größe versehen. Fig. 57 und 58 stellen die Extreme aus unsrer Serie von 46 Exemplaren dar. Die Valvenleiste ist der von *polytrophus* und *tibullus* im ganzen gleich. Der Sägeteil variiert sehr in der Länge, auch setzt die Säge entweder allmählich oder plötzlich an (Fig. 59 und 60). Der Fortsatz der Leiste ist in allen Stücken vorhanden und zeigt keine bedeutenden Schwankungen in der Länge, ist aber zuweilen mehr proximal als gewöhnlich (Fig. 59). Die in Fig. 60 dargestellte Säge hat die distalen Zähne verloren, was aberrant ist. Das Weib ist dem Manne in der Gestalt ähnlich. Es gibt der Färbung und Zeichnung nach drei Formen, von denen die häufigste dem Manne ähnelt, aber auf dem Vorderflügel einen schwarzen Costalwisch besitzt, der sich von der Basis bis über die Mitte der Zelle erstreckt und dann schräg in die Zelle hineinbiegt (Fig. 61). Die hellen Submarginalflecke des Vorderflügels, welche das abgebildete Stück zeigt, fehlen zuweilen.

Die Kikuyu-Weibchen, die dieser Form am nächsten kommen, sind durch Fig. 62 und 63 wiedergegeben; Fig. 61 zeigt eine Andeutung



Fig. 57.



Fig. 58.

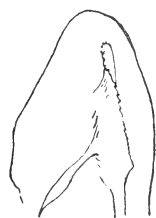


Fig. 59.



Fig. 60.



Fig. 61.



Fig. 62.



Fig. 63.



Fig. 64.

eines Schwanzes. Exemplare von *dardanus* aus dem Gebiete zwischen Nordostafrika und Britisch-Ostafrika oder Uganta sind noch nicht bekannt.

7) *Papilio dardanus meriones* von Madagaskar unterscheidet sich von *antiorii* hauptsächlich durch die mehr regelmäßig gezähnte Randbinde des Vorderflügels (Fig. 64), den großen mittleren Discalfleck der Hinterflügel und den mit Ausnahme der Spitze schwarzen Schwanz. Die Weibchen sind immer gelb-weiß wie die Männer und unterscheiden sich auf dieselbe Weise wie diese von *antiorii*. Helle Submarginalpunkte kommen in der Randbinde des Vorderflügels augenscheinlich weder beim Männchen noch beim Weibchen vor. Die Valvenleiste ist sehr charakteristisch (Fig. 65). Sie besitzt einen langen Fortsatz, ähnlich wie die *dardanus*-Exemplare der Ostseite des Kontinents, aber die Leiste selbst hat durch die große Reduktion des Sägeteils ein recht verschiedenes Aussehen erhalten. Wesentliche Abweichungen zeigen unsere 14 Individuen nicht.



Fig. 65.



Fig. 66.



Fig. 67.

8) *Papilio dardanus humbloti* von den Komoren ist in der Zeichnung sehr abweichend (Fig. 66). Ich habe nur wenige Stücke gesehen. Das Tring Museum besitzt ein Paar; ein zweites Männchen habe ich durch die Güte des Herrn CHARLES OBERTHÜR vergleichen können. Die schwarzen Zeichnungen des Hinterflügels bilden ein ununterbrochenes Band, das keine Flecke der Grundfarbe einschließt, wie das in der kontinentalen Ostküstenform immer der Fall ist (Fig. 30). Das Weib ist dem Manne ähnlich; der Costalwisch des Vorderflügels ist breiter. Die Valvenleiste (Fig. 67) hat keinen Fortsatz, worin dieses Tier mit dem westafrikanischen *dardanus* übereinstimmt. Die Leiste ist ein wenig spatelförmig; die Säge nimmt etwa zwei Drittel der Kante ein und beginnt allmählich, nicht plötzlich.

Ob man dieses Tier wegen seiner Zeichnung und den Malegassen wegen seiner Valvenleiste als besondere Species ansehen will, ist für unsere gegenwärtige Frage gleichgültig. Ob Art oder nicht Art, diese

beiden Formen bleiben gute Beispiele für die Bedeutung der geographischen Trennung in der Entwicklung der Sexualorgane. Meine Auffassung dieser Formen als geographische Varietäten wird durch die Copulationsorgane der Weibchen bestätigt.

Ich habe nämlich gefunden, daß im allgemeinen die Hartteile der weiblichen Paarungsorgane, welche allein an den getrockneten Exemplaren mit Sicherheit zu studieren sind, geographisch weniger variieren als die der Männchen. Ich habe vielfach keine geographischen Unterschiede in diesen Teilen bei den Weibchen von Arten auffinden können, wo solche bei den Männchen recht deutlich waren. Dagegen habe ich die Weibchen verschiedener Arten immer an diesen Organen erkennen können, wenn die Organe nicht zu sehr vereinfacht waren, was bei *dardanus* nicht zutrifft. Die Vaginalbewaffnung der *dardanus*-Weibchen besteht nun aus zwei Fortsätzen, welche mehr

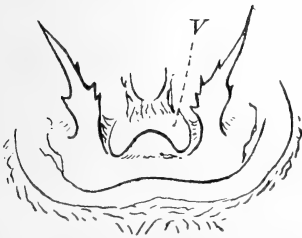


Fig. 68.

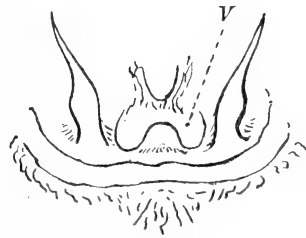


Fig. 69.

oder weniger gezähnt oder selbst (seltener) ungezähnt sind (Fig. 68 und 69). Diese Variabilität ist ganz unabhängig von der Färbung der Individuen, die bekanntlich außerordentlich variiert. Polymorphismus in den Flügeln ist auch in dem Weibchen nicht von einem Polymorphismus in den Copulationsorganen begleitet, ein Resultat, zu dem ich auch bei allen andern untersuchten polymorphen Weibchen gekommen bin (*Papilio memnon*, *ormenus*, *polytes*, *glaucus*, *phorcas* usw.)<sup>1</sup>. Jene Variabilität ist auch nicht geographisch. Die Weibchen von West- und Ostafrika, Abessinien und Madagaskar haben dieselbe Vaginalbewaffnung, und diejenige des einzigen Komoren-Weibchens, das ich habe vergleichen können, unterscheidet sich von Figur 69 nur dadurch, daß die Fortsätze ein wenig schmaler sind.

<sup>1</sup> Die Bedeutung dieser Tatsache für den Systematiker liegt auf der Hand, da sie es ihm ermöglicht, die zu einer Art gehörenden Weibchen zu erkennen.

Was wir hier an der Formenreihe des *Papilio dardanus* dargelegt haben, trifft bei allen untersuchten Schmetterlingen zu. Die geographische Variabilität erfüllt daher die Bedingung, welche wir S. 165 gestellt haben: Geht die Bildung neuer Arten von den je an einem verschiedenen Orte existierenden Varietäten einer Art aus, so müssen sich unter diesen Varietäten solche finden, welche sich in den Paarungsorganen mehr oder weniger unterscheiden. Wir haben demnach für alle Lepidopteren mit artlich verschiedenen Copulationsorganen nachgewiesen, daß die geographische Variabilität der Anfang zur Auflösung einer Species in mehrere ist, im Gegensatz zu den nichtgeographischen Varietäten. Wie stellen sich zu dieser Tatsache nun diejenigen Arten, welche in den Paarungsorganen nicht nachweisbar von den Nächstverwandten abweichen? Die Antwort ergibt sich aus der Variabilität dieser Arten. Wir finden auch bei ihnen mehr oder weniger scharf begrenzte geographische Varietäten, welche, wie die Arten selbst, in den Copulationsorganen einander gleich sind. Wenn nun dort die geographische Variation allein der Anfang zur Bildung neuer Species ist, so spricht nichts dagegen, daß sie es auch hier ist. Der Schluß wird durch folgendes bestätigt. Wir finden auch in Gruppen, in welchen die Arten in jenen Organen voneinander abweichen, hier und da eine Art, die mit der nächstverwandten Species in diesen Organen übereinstimmt. Ganz so, nur häufiger, gibt es unter den geographischen Varietäten der Arten mit eignen Paarungsorganen solche, welche nichts Eigenartiges in den Organen zeigen. Letzterer Befund erklärt ersteren ohne weiteres.

Es ist aber auch ein ganz unabhängiger Beweis möglich, daß die geographische Variation die Grundlage zur Bildung neuer Arten auch bei jenen Tieren ist, bei welchen wir den Nachweis nicht an den Paarungsorganen führen können. Der Beweis des Gegensatzes zwischen geographischer und nichtgeographischer Variabilität beruht auf der Tatsache, daß, wie ich schon vor zehn Jahren gezeigt habe, die individuellen Flügelcharaktere unabhängig von den Charakteren der Copulationsorgane sind. Der Nachweis dieser Unabhängigkeit der Variabilität verschiedener Körperteile ist der wichtigste Punkt in der Untersuchung. Dieser Nachweis ließe sich z. B. bei Säugetieren am Schädel und der Haut führen. Bei Vögeln könnte man vielleicht noch bequemer die Untersuchung an Eiern anstellen, da die Struktur und die Färbung der Schale zwei vergleichbare Charaktere an demselben Objekte sind, wie die Flügelzeichnung und die Paarungsorgane der Schmetterlinge (und anderer Insekten). Der

Gang der Untersuchung würde folgender sein: Nachweis der Verschiedenheit der Eischale in Struktur und Zeichnung bei den in einer Gegend vorkommenden Arten einer gewissen Familie oder Gruppe. Nachweis individueller Variabilität in beiden Charakteren. Nachweis, daß die individuellen Abweichungen in der Struktur nicht mit Abweichungen in der Zeichnung oder Färbung verbunden sind. Nachweis geographischer Variabilität, bei welcher die Abweichung in der Struktur von einer Abweichung in der Farbe oder Zeichnung begleitet ist. Dieses Beispiel ist natürlich rein hypothetisch. Der Spezialist muß herausfinden, welche Artcharaktere sich zu einer solchen Untersuchung eignen. Als Beispiel von solchen Schmetterlingen, welche keine artlichen Charaktere in den Copulationsorganen zeigen, aber dennoch in der angegebenen Weise geprüft werden können, ziehe ich das Genus *Euxanthe* heran. Die beiden Arten *Euxanthe eurinome* und *wahlbergi* sind, außer in der Zeichnung, in der Nervatur des Vorderflügels verschieden. In *wahlbergi* ist der zweite Subcostalast frei, während er in *eurinome* wie der erste mit der Costalader distal verschmolzen ist. Eine dritte Art, *crossleyi*, zeigt, auf welchem Wege dieser artliche Unterschied zustande gekommen ist. Die *crossleyi*-Form östlich vom Victoria Nyanza ist dunkel und hat einen freien zweiten Subcostalast, die Uganda-Stücke sind etwas weniger ausgedehnt schwarz und haben die Ader mit der Costalader verschmolzen, und die westafrikanischen Exemplare sind noch weniger schwarz und haben die Ader gleichfalls verschmolzen. Also auch hier zeigt sich das geographische Element in der Evolution eines Speciescharakters.

Es bleibt uns noch übrig, dem schon oben angedeuteten Argument für die Auftrennung einer Art in mehrere in demselben Gebiet ohne lokale Sonderung der Individuen zu begegnen. Das Vorkommen einer Reihe nahe verwandter Arten in demselben Gebiete ist scheinbar ohne diese Annahme schwer zu erklären; doch nur scheinbar. Wenn eine Species sich in geographische Formen gesondert hat und im Laufe der Zeit diese Formen zu Arten geworden sind, so genügt zur Erklärung des späteren Zusammenvorkommens dieser ursprünglich getrennten Arten die Erfüllung von zwei Voraussetzungen, nämlich 1) aktives oder passives Verbreitungsvermögen und 2) Zeit; zwei Forderungen, gegen deren Erfüllung nichts einzuwenden ist. Die geographische Verteilung der Arten gibt uns in vielen Fällen deutliche Hinweise, wie der Vorgang im speziellen Falle gewesen sein mag. Der orientalische *Papilio eurypylus* findet sich von den Bismarck-

Inseln bis nach Nordindien. Sein nächster Verwandter, der *Papilio jason*, ist im Westen weiter verbreitet, da er bis Japan hinauf und bis Ceylon südwärts geht, findet sich aber ostwärts nur bis nach Celebes und den kleinen Sunda-Inseln. Offenbar war der *eurypylus* ursprünglich die papuasische und der *jason* die indo-malayische Form einer einzigen Art, welche Formen so verschieden wurden, daß sie nebeneinander existieren konnten, ohne zu verschmelzen, und daher bei ihrer Ausbreitung, der eine nach Osten, der andre nach Westen, nebeneinander bestehen blieben.

Vielleicht noch instruktiver ist das Verhalten der beiden weißen *Salamis*-Arten aus Afrika, welche einander sehr nahe kommen und von den Autoren in äthiopischer Lepidopterologie oft aufgemischt worden sind.

Die unten kreideweiße *Salamis anacardii* findet sich in einer



Fig. 70.



Fig. 71.



Fig. 72.



Fig. 73.

dunklen Form in Ost- und Südafrika und in einer hellen in Nordwestafrika (Sierra Leone und Goldküste). Der obere Teil der Valve in der Ostform, wie ich die erste Subspecies der Einfachheit halber bezeichnen will, trägt einen gegabelten Fortsatz, dessen Zinken kolbig sind (Fig. 70). In der Nordwestform ist die eine Zinke gewöhnlich ganz abwesend (Fig. 71), selten angedeutet.

Die größere grün-weiße Art, *Salamis parhassus*, besteht auch aus zwei ähnlich verbreiteten Formen, aber die Charaktere sind umgekehrt. Die Ostform ist die hellere und der obere Teil der Valve hat einen nicht gegabelten (Fig. 73), aber gezähnten Fortsatz; die Nordwestform ist die dunklere und der Fortsatz der Valve ist gegabelt (Fig. 72).

Da die schwarzen Zeichnungen der beiden Arten offenbar Reste von ursprünglich mehr ausgedehnten Zeichnungen sind und der einzinkige Valvenfortsatz wahrscheinlich von einem zweizinkigen abzuleiten ist, so dürfen wir annehmen, daß die Stammform der beiden Arten mehr schwarz war als die jetzigen Formen und einen gegabelten



Valvenfortsatz besaß (ob diese Annahme richtig ist, berührt unser Argument nicht; der Vorgang in der Verbreitung würde ja ebenso das Zusammenvorkommen der Arten erklären, wenn die Verbreitung in umgekehrter Reihenfolge stattgefunden hätte). Diese Stammart entwickelte sich zu einer Ost- und einer helleren Nordwestform. Der Unterschied wurde mit der Zeit artlich. Die helle Nordwestart mit distal gerichtetem Valvenfortsatz verbreitete sich süd- und ostwärts und wurde hier zu einer noch helleren Form mit reduziertem Valvenfortsatz, so daß diese Art (*parhassus*) nun wieder aus zwei geographischen Varietäten besteht.

Die dunklere Ostart mit dorsal gerichtetem Valvenfortsatz ihrerseits verbreitete sich nach Nordwesten und wurde hier gleichfalls wiederum zu einer helleren Form mit vereinfachtem Valvenfortsatz, so daß nun auch diese Art aus zwei geographischen Varietäten besteht.

Sollten sich die beiden geographischen Varietäten jeder dieser Species zu Arten entwickeln, so werden, wenn die Umstände die Wiederholung des Verbreitungsprozesses nicht verhindern, in künftigen Zeiten vier solche ähnliche *Salamis*-Arten zusammen vorkommen. Die Sache ist beinahe zu einfach, um einleuchtend zu sein.

Haben wir so mit Hilfe der nicht-correlativen Variabilität dargelegt, daß die geographischen Varietäten die beginnenden neuen Species, oder, im BATESschen Sinne, die Subspecies sind, so folgt ferner, daß das Vorhandensein eines solchen Gegensatzes zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation uns zugleich ein gewisses Kriterium der Evolutionsursachen bietet. Da die Unterschiede in den Copulationsorganen und der Zeichnung, oder in der Zeichnung und dem Geäder (wie bei *Euxanthe*), oder in den männlichen Duftstrichen und den Paarungsorganen (wie bei *Argynnis*) bei den an einem Orte vorkommenden Varietäten einer Art nicht einander begleiten, sich dagegen in den geographischen Varietäten zusammen vorfinden, so muß dieses Zusammenauftreten in den Subspecies eine besondere Ursache haben; der Grund nichtgeographischen Verschiedenseins muß ein anderer sein als der Grund geographischen Verschiedenseins. Es ist nicht ein Unterschied im Grade der Einwirkung derselben Faktoren, wodurch die Subspecies von den individuellen Varietäten verschieden geworden sind; denn diese letztere Kategorie von Formen zeigt in den Flügeln oft viel stärkere Unterschiede als die erstere und doch haben die Ursachen dieser Unterscheidungsmerkmale die Copulationsorgane gar nicht beeinflußt. Das-

selbe gilt von den Zeitformen; doch müssen wir hierbei im Auge behalten, daß die beiden Zeitformen von *Papilio xuthus* ein wenig in den Paarungsorganen verschieden sind, so daß hier die gewöhnlichen Faktoren des Erscheinens von Zeitformen nicht zur Erklärung ausreichen. Temperatur- und Feuchtigkeitsunterschiede, welche, wenigstens bei Zeitformen, die Differenzen in den Flügeln hervorbringen oder, nach anderer Auffassung, diese latenten Charaktere »auslösen«, sind demnach nicht die lokalen Ursachen der Auftrennung einer Art in Subspecies.

Es ist ferner nicht Auswahl im gewöhnlichen Sinne der Selectionstheoretiker, nämlich Auswahl besonders gezeichneter oder gefärbter Exemplare (Anpassung an die Umgebung), welche die geographischen Formen und damit die Species hervorgebracht hat; denn eine solche Auswahl könnte wohl zur Entstehung einer besonderen, in Farbe und Zeichnung ausgezeichneten Subspecies führen, aber nicht zu einer Subspecies, welche zugleich abweichende Charaktere in den Copulationsorganen besitzt, oder in andern Organen, die unabhängig von der Zeichnung und Farbe variieren. Die Selectionstheorie im gewöhnlichen Sinne gibt ja auch keine Erklärung für eine allgemeine Tatsache, die für die jungen Arten von der allergrößten Bedeutung ist, nämlich die teilweise oder vollständige gegenseitige Unfruchtbarkeit der Individuen, welche verschiedenen Arten angehören. Von DARWIN abwärts hat man sich vergeblich bemüht, diese Tatsache mit der Erscheinung in Einklang zu bringen, daß die durch Auswahl hervorgebrachten Varietäten domesticierter Tiere, deren körperliche Differenzen oft weit über die gewöhnlichen Artunterschiede hinausgehen, vollständig fruchtbar miteinander sind. Die von uns vorgeführten Erscheinungen der Variabilität erklären das aber ohne weiteres. Die domesticierten Rassen, auf welche man sich noch bis auf diesen Tag als eine Art Beweis für die Entstehung neuer Species durch Auswahl beruft, sind gar nicht Artenanfänge, sondern können nur mit den individuellen Varietäten verglichen werden, von denen wir oben gezeigt haben (individueller Polymorphismus), daß sie trotz aller quantitativ großen Differenzen nichts mit der Aufteilung einer Art in mehrere Arten zu tun haben. Da nun aber, wie wir gesehen haben, ein so großer Prozentsatz der Subspecies (= lokalen Varietäten) in den Paarungsorganen verschieden sind und wir außerdem schließen dürfen, daß die Ursachen dieser Unterschiede die Sexualdrüsen selbst beeinflussen, so folgt, daß die geographische Variation zu teilweiser Sterilität zwischen den Subspecies und dann zu hoch-

gradiger Sterilität zwischen den aus den Subspecies entstehenden Arten führen muß. Da nun ferner die Einwirkung der geographischen Faktoren auf die Paarungsorgane dem Grade nach sehr verschieden ist, so dürfen wir annehmen, daß auch die Einwirkung auf die Geschlechtszellen dem Grade nach nicht gleich ist, wodurch die Verschiedenheit im Grade der Sterilität zwischen den Arten erklärt wird. Wir haben Subspecies, die in jenen Organen gleich sind und solche, die darin sehr voneinander abweichen; und ebenso gibt es nahe verwandte Arten, die augenscheinlich ganz fruchtbar miteinander sind (z. B. unter Boviden und Gänsen), und solche, welche (fast?) ganz steril miteinander sind.

Sind wir aber durch diese Tatsachen der Variabilität gezwungen, die Auswahl nach dem Habitus als Faktor in der Aufteilung einer Art in mehrere als irrtümliche Annahme zurückzuweisen, so folgt daraus nicht, daß in der Natur gar keinerlei Auslese nach dem Habitus stattfindet. Die Entstehung der Subspecies und damit der Arten ist zwar unabhängig von einer Auswahl nach dem Kleide oder der allgemeinen Gestalt; aber das Gewand oder die Form, in welcher die Subspecies und später die aus ihnen hervorgegangenen Arten erscheinen, mag sehr wohl durch »natürliche Auslese« so auf einer gewissen Entwicklungsstufe festgehalten werden, daß die in dem neuen Gebiete neu entstandenen Arten nicht vernichtet werden<sup>1</sup>.

Ebensowenig wie durch Auslese nach der Farbe sind, aus demselben Grunde, die Subspecies durch Auswahl von individuellen Eigenschaften der Paarungsorgane entstanden. Solche Auswahl nach einem Organe ist ausgeschlossen. Es geht ferner aus den Eigenschaften der Subspecies hervor, daß diese geographischen Formen nicht durch Isolierung von individuellen Varietäten hervorgebracht sind und daß umgekehrt die individuelle oder zeitliche Variabilität nicht Folge der Vermischung ursprünglich geographisch getrennter Varietäten der betreffenden Arten ist. Weiter zeigen die Charaktere der Subspecies, daß Isolation als solche nicht die Unterschiede dieser geographischen Formen hervorbringen kann. Denn wenn etwa die Abwesenheit des Fortsatzes der Valvenleiste in dem westafrikanischen und in dem komoranischen *Papilio dardanus* durch Isolation, d. h. durch Inzucht, verursacht wäre, so müßte der Fortsatz auch in den

---

<sup>1</sup> Viele Subspecies unterscheiden sich konstant in Einzelheiten der Zeichnung, welche ohne jede Bedeutung für das allgemeine Aussehen der Individuen sind, ja oft erst durch genauen Vergleich festgestellt werden, und mithin gar keinen Selectionswert haben.

ebenso stark isolierten Abessinier und Malegassen fehlen. Daß der Fortsatz hier behalten und dort verloren ist, muß andre Gründe haben.

Die voneinander unabhängige Variabilität in der Säge der Valvenleiste und in dem Leistenfortsatze des *Papilio dardanus* läßt auch einen Schluß zu auf die Unrichtigkeit einer andern Hypothese. Nach einigen Autoren genügt zur Erklärung des Entstehens neuer Arten aus einer ursprünglichen Art das »organische Wachsen« in bestimmten geraden Richtungen, verbunden mit dem Stehenbleiben eines Teils der Individuen auf einer Entwicklungsstufe in einem oder mehreren Organen und dem Stehenbleiben des andern Teils der Individuen auf einer andern Entwicklungsstufe dieser Organe (siehe auch oben S. 171). Der *Papilio dardanus* mit seinen verschiedenen Subspecies ist eine scheinbare Bestätigung dieses Gedankens. Wir finden in Westafrika immer eine lange Säge (Fig. 54), auf der Ostseite des Kontinents eine kürzere (Fig. 29) und in Madagaskar eine ganz kurze (Fig. 56). Ebenso haben wir solche Entwicklungsstufen in dem Leistenfortsatze kennen gelernt. In Westafrika und den Komoren ist kein Fortsatz vorhanden, abgesehen von seltenen Ausnahmen; im Gebiete des Victoria Nyanzas ist der Fortsatz vorhanden oder abwesend, ganz kurz oder lang; und in Ostafrika, Abessinien und auf Madagaskar ist er immer lang. Das klingt in der Tat ganz, als ob wir es mit geraden Entwicklungsrichtungen zu tun hätten. Sehen wir aber die Entwicklungsstufen und die von ihnen angedeuteten Richtungen genauer an, so bekommen wir doch ein andres Bild von der Entwicklung. Es deutet die Kleinheit der Säge in dem Malegassen und die Abwesenheit des Leistenfortsatzes auf den Komoren und in Westafrika auf Reduktion dieser Teile hin. Wir wollen daher eine lange Säge mit langem Fortsatze als das Ursprüngliche annehmen, aus dem sich sowohl die kurzsägige Leiste als auch die fortsatzlose entwickelt haben; es ist aber für unsre Schlußfolgerung ganz gleichgültig, von welcher Entwicklungsstufe als der ursprünglichen wir ausgehen. In den ost- und südafrikanischen Subspecies (*tibullus* und *cenea*) ist die Säge reduziert und der lange Fortsatz hat immer eine distale Stellung (Fig. 29). Der Fortsatz behält eine distale Stellung bei, jemehr er auch reduziert wird (Fig. 42). Die Entwicklungsrichtung des Fortsatzes in diesen Ostafrikanern wird also von Fig. 28 und 42 angegeben. Bedeutet nun aber das Fehlen des Fortsatzes in dem Westafrikaner, daß die fortsatzlose Valvenleiste dieser Subspecies auf einer auf Fig. 42 folgenden Entwicklungsstufe

steht? Durchaus nicht. Die Entwicklungsstufen des Fortsatzes des Westafrikaners sind durch Fig. 55 und 56 dargestellt. Die fortsatzlose Leiste (Fig. 54) des Westafrikaners ist die auf Fig. 55, nicht auf Fig. 42<sup>1</sup> folgende Stufe. Die Stellung des Fortsatzes ist eine andre. Ob sich nun der West- aus dem Ostafrikaner entwickelt hat, oder umgekehrt, oder beide aus einer dritten Form, in jedem Falle ist diese Entwicklung mit einem Verschieben des Leistenfortsatzes verbunden gewesen, also mit einer morphologischen Änderung, welche nichts mit dem Verkürzen oder Verlängern des Fortsatzes (also der Entwicklungsrichtung desselben) zu tun hat. Mit dem Verbreiten des ursprünglichen *Papilio dardanus* von Ost nach West oder umgekehrt kam ein Evolutionsfaktor ins Spiel, der in das organische Wachsen eingriff und den Leistenfortsatz aus seiner ursprünglichen Stelle warf. Die Annahme von Reizen, welche das organische Wachsen beschleunigen oder verzögern, genügt eben nicht zur Erklärung der subspezifischen und damit der spezifischen Verschiedenheiten. Auf die Frage, welcher Faktor oder welche Summe von Faktoren die Unterschiede hervorgebracht hat, geben uns die morphologischen Tatsachen, auf welchen unsre Schlüsse beruhen, nur die obigen negierenden Antworten: Es ist nicht Auswahl der Exemplare nach der Flügelzeichnung, und nicht Auswahl der Exemplare mit verschobenem und verkürztem und endlich verlorenem Leistenfortsatze, als der um dieses Charakters willen besser an westafrikanische Verhältnisse angepaßten Individuen; es ist nicht die direkte Einwirkung durch Feuchtigkeit und Temperatur auf Flügel und Paarungsorgane in der Puppe, oder die Auslösung latenter Charaktere durch jene Faktoren.

Diese Schlußfolgerungen widersprechen landläufigen Ansichten. Die Erklärung für den Widerspruch ist nicht weit zu suchen. Die Zusammenstellung von Tierformen nach den Unterschieden in einem Organ führt bekanntlich zu einem künstlichen System. Es wird bei einem solchen künstlichen System fälschlich vorausgesetzt, daß die Gruppierung nach einem Organe von der Entwicklung aller andern Organe bestätigt wird. Ebenso beruht es auf Irrtum, einen im bestimmten Falle als richtig erkannten Entwicklungsfaktor, wie etwa

<sup>1</sup> Die Komorenform stellt die auf Fig. 42 folgende Stufe in der Entwicklung des Fortsatzes dar. Es gehört keine prophetische Gabe dazu, vorauszusagen, daß bei der Untersuchung einer genügend großen Reihe von Komorenstücken jedenfalls Individuen gefunden werden, in denen ein Fortsatz wenigstens angedeutet ist, und daß dieser Fortsatz eine distale Stellung hat.

die »Auslese« bei der Differenzierung domestizierter Rassen oder den »Gebrauch« in der stärkeren Entwicklung der Muskulatur im Individuum, als Ursache der Entstehung der spezifischen Unterschiede hinzustellen. Das ist ein Irrtum, weil dabei fälschlich vorausgesetzt wird, daß die durch einen Faktor in einem Organe hervorgebrachte Modifikation von der Gesamtheit jener Modifikationen in allen Organen begleitet worden ist, welche eine Species von der andern trennen. Die wissenschaftliche Systematik berücksichtigt möglichst alle Eigenschaften der zu klassifizierenden Formen, um den wirklichen Zusammenhang herauszufinden. Wenn ein Organ dem andern widerspricht, so liegt entweder ein Fehler in der Beobachtung oder in der Deutung vor. Die Forschung an dem einen Organe kontrolliert die Forschung an dem andern, und Irrtümer können daher erkannt und ausgeremert werden. Dieselbe Methode muß bei der Erforschung der Evolutionsursachen angewandt werden, wenn man nicht mit einer dem künstlichen System vergleichbaren künstlichen Erklärung der Entstehung der die Arten trennenden Lücken zufrieden sein will.

---

# Zur Kenntnis des Baues der Insektenflügel insbesondere bei Cicadiden.

Von

Dr. phil. **Othm. Em. Imhof.**

---

Mit 2 Figuren im Text.

---

Die Mehrzahl der Ordines der Insekten besitzen als wesentliches Bewegungsorgan paarige bilaterale Flügel; Ordo Diptera ein Paar am Mesothorax, die parasitisch lebenden zum Teil flügellos oder mit Rudimenten von Vorderflügeln, die auf dem Winterschnee der tieferen Regionen lebenden Tipuliden des Genus *Chionea*, Ordo Hemiptera, Phytophthires Coccidae ein Paar am Mesothorax und ein Flügelhalteorgan am Metathorax, Ordo Strepsiptera rudimentäre Vorderflügel und sehr große Hinterflügel der Männchen, die andern Ordines mit geringen Ausnahmen zwei Flügelpaare.

Der Bau der Flügelfläche, Rippen und Felderung ist in unzählbaren Diagnosen der Species, der Genera, der Subfamilien, der Familien, der Subordines und Ordines in der bekanntermaßen weitest verteilten und größten Literatur der Klasse Insecta als Speciescharaktere, als Genuseigenart, als Subfamilien-, Familien-, Subordines- und Ordineskennzeichen enthalten, und die Mannigfaltigkeit der Flügelarten ist so sehr groß, daß es vieljähriger Arbeit um viele Hunderte oder Tausende verschiedene Typen zu einer Gesamtübersicht zu zeichnen und die bisherigen Typendiagnosen zu sammeln bedarf, und wenn wir manche oder viele Lücken in der kritisch-sichern Kenntnis antreffen, so beruht dies auf mancherlei Umständen, worüber sich der Fachentomologe, der monographische Arbeiten kennt und kaum eine annähernde Idee von dem Gesamtreichtum erlangt hat, nachdem er in einem ganz kleinen Teil ansehnliche Schwierigkeiten besiegt hat, nicht wundert.

Die Schwierigkeiten einer Gesamtbearbeitung der Insektenflügel aber, beruhend auf Kenntnis aller Familien und Subfamilien wenigstens — wozu die Kenntnis eines sehr großen Teils aller Genera gehört — deren z. B. die Hymenoptera etwa 200, die europäischen Diptera 100, die europäischen Coleoptera über 200 zählen, und diese Familien und Subfamilien meistens einige oder viele Flügeltypen enthalten, demnach vielfache der genannten Zahlen, dokumentieren sich damit, daß erst ganz wenige Autoren es wagen konnten, eine vollkommene Kenntnis des Flügelbaues zu fundamentieren und die Gesamtvergleichung zu beginnen.

Meine Sammlung von Insektenflügelzeichnungen zählt schon Tausende aus allen Abteilungen und muß noch ansehnlich vermehrt werden bis zur Erlangung des klaren Gesamtüberblicks.

Vorstehendes muß hervorgehoben werden, weil es nur mit Kenntnis dieser Mannigfaltigkeit möglich war, den genaueren Bau der Insektenflügel kennen zu lernen, die Basis für die Physiologie des Fliegens zu gewinnen.

Es fehlt uns nämlich gegenwärtig noch die genaue Kenntnis der Insektenflügelwurzeln und die Kenntnis der Flügelflächenartikulationen, die für das vollkommene Verstehen der Fliegbewegungen wesentlich sind.

Wir müssen aber noch weiter ausholen. Wie der Aufbau des Knochengerüsts die Osteologie mit der Syndesmologie, sowie deren histologischer Bau, des Rumpfes und der Glieder der Wirbeltiere die Basis für die Klarstellung der Anordnung und Lagerungsbeziehung der inneren Organsysteme und die äußere Schließung des Körpers ist, so ist bei den Insekten wie bei dem ganzen Kreise der Articulata, analog bei den Radiata und Mollusca, speziell die der Klasse der Insecta eigne, wesentlich äußere, gestaltbildende Chitinologie die Grundlehre für die Kenntnis ihres anatomischen Baues, der inneren Organsysteme, des fernerer für die Physiologie dieser Organsysteme und für die Lebenstätigkeit des vollkommenen Insekts als Lebeindivium.

Unsre noch lückenhafte Kenntnis des Insektenkörpergerüsts des Rumpfes und der Glieder, der Skelettstücke, deren gegenseitige Verbindung, der Gelenke, beruht einerseits auf der Undurchsichtigkeit der meisten Objekte, anderseits auf der Kleinheit unsrer Objekte, aber auch auf dem naturgemäßen Wege, den die Entomologie inne hat. Die Repräsentation der Insekten im Vergleich mit der übrigen Fauna, das große numerische Überwiegen der Landbewohner, die außerordentlich reiche systematische Gliederung, die außerordentlich



große Zahl der Species, der außerordentliche Reichtum vieler Genera an Species sind Grund des im Vordergrund bleibenden Aufsammelns und Klassifizierens und des Zurückbleibens der anatomischen Erforschung, der erstnotwendigen Morphologie, der Chitinologie, der Histologie, der Verbindungs- und Bewegungsweise der Skelettstücke.

Wie die Gründung von Meer- und Binnengewässerstationen absolute Notwendigkeit war, ebenso notwendig sind entomo-anatomische Stationen, zweckmäßigst in den Gebieten der Insektenriesen, die mit den Entomologie-Universitätsprofessuren in direkter Forschungstätigkeit stehen.

Die bisherigen Arbeiten über den Bau der Insektenflügel basieren vorwiegend auf der Disposition und Benennung der Rippen. Überblicken wir aber die Flügel der Vertreter aller Abteilungen, so gelangen wir zu dem Schlusse, daß für die Gesamtvergleichung die Felderbildung in den Vordergrund tritt.

Den einfachsten Flügelbau haben Hemiptera, Aleurodidae, Coccidae, einige Heteroptera, Hymenoptera, Chalcididen mit nur einer einfachen Längsrippe oder ganz wenigen einfachen Rippen, oder einer ganz wenig verzweigten Längsrippe zum Teil nur partielle Teilung oder wenige Marginalfelder bildend. An diese wenigen Typen einfachster Ausbildung reihen sich die Hemiptera, Psyllidae und Aphidae mit einer mehrfach verzweigten Rippe mit acht deutlichen, bzw. fünf bis acht Marginalfeldern und Orthoptera, Blattidae mit wenigen, vielfach verzweigten Längsrippen meist mit zahlreichen Querrippchen als Endglied dieses Organisationstypus.

Eigenartig einfache Bildung weisen die Physopoden auf, zum Teil nur eine gegabelte Längsrippe, zum Teil eine Parallelrandrippe mit wenigen Querrippen.

Alle übrigen Abteilungen haben in der Fläche eingeschlossene Felder:

Wurzelfelder, Pseudomarginalfelder, Binnenfelder, ihre Marginalfelder sind durch eine Randrippe geschlossen oder die Randrippe fehlt. Die Anzahl der Binnenfelder geht von eins bis über Hundert und fächerförmig gegittert mit gleichartiger Gestalt oder Gruppen gleicher Form.

Die Hinterflügel sind meist einfacher gebaut als die Vorderflügel. Ausnahmen sind die Coleoptera, Forficulidae, einige Blattidengenera.

Mitteninne mit nicht einfachem und nicht sehr kompliziertem Bau stehen die Hemiptera Homoptera, Familie Cicadidae, die ich zu

einer Nomination der Flügelteile und Felder wähle, die auch gleichzeitig ein geeignetes Objekt für die Beschreibung der Flügelwurzelgliederung ist und in hervorragender Weise Articulationen der Flügelfläche besitzt.

Diese Familie und andre Homoptera, die Aphidae, Psyllidae, Forficulidae, Hymenoptera, Trichoptera, Leptocerus und Lepidoptera haben besondere Bildungen zur Verbindung der Hinterflügel mit den Vorderflügeln.

### **Cicadidae, Flügelteile.**

#### **Vorderflügel.**

- 1) Eigentliche Flügelwurzel aus der mit dem Mesothoraxvorderwinkel mit dem Oberrand der Pleuren mit der Einsenkung zwischen Thoraxkörper und seinem verbreiterten Seitenrand befestigte Flughaut mit eingelagerten Chitingelenkstücken und den das proximale Flügelflächenende verbindenden Gelenkstücken bestehend.
- 2) Hinterrandhautabschnitt der Flügelfläche gegen den schmalen Mittelteil von einer starken Chitinrippe begrenzt und unterfaltbar durch ein Längsfaltengelenk.
- 3) Clavusteil, langgestreckter meist schmaler zweiter Flächenteil bis zur ersten Querrippe reichend, ohne Binnenrippen, nur die Vorderrandrippe am Ende ganz kurzgabelig, am distalen Hinterrand auf der Unterseite mit einer Rinne, mit dem proximalen Hauptteil des Flügels durch ein Längsfaltengelenk artikulierend.
- 4) Radicialteil distal durch die hintere erste Querrippe, ein Quermembranfaltengelenk durch die zwei vorliegenden Felder und die sich anreihenden Gelenkbildungen bis zum Flügelvorderrand begrenzt.
- 5) Distale Flügelfläche außerhalb der Flügelquerartikulation.

#### **Hinterflügel.**

- 1) Wurzelteil in einer Grube am Außenrand des Metathorax durch die Flughaut mit eingelagerten Chitinskelettstücken und am erhabenen Seitenhinterrand des Metathorax angewachsen.
- 2) Kleiner Hinterrandteil von einer kräftigen Längsrippe begrenzt.
- 3) Mittlerer Flügelflächenteil ohne Rippen längsfächerartig erhabener und vertiefter 9—13zähliger Längsgrätung, am Vorderrand dem wesentlichen Flügelteil unterfaltbar.

- 4) Vordere große Flügelfläche mit Rippen- und Felderbildung. Vorderrand am Endteil des proximalen Vorderrandfeldes ein flügelflächenwärts aufgebogener Lappen in einen Rinnerand wurzelwärts übergehend.

### Felderung und Rippenbildung.

#### Vorderflügel.

Die Hauptflügelfläche, Abschnitte 4 und 5, besitzt allgemein ein kleines Wurzelfeld, langgestreckt viereckig oder mehr oder weniger breit fünfeckig. An dieses kleinste Feld stoßen allgemein drei Hauptfelder oder Radicialfelder, wenige Ausnahmen nur zwei, wenn die zwei vom Wurzelfeldaußenrand ausgehenden Rippen im untersten Teil scheinbar oder wirklich aus einem gemeinsamen Stamm hervorgehen, die ich proximales Vorderrandfeld, Intersectorfeld und Vorclavusfeld benenne. Zwischen dem Vorderrandfeld und Intersectorfeld befindet sich ein Flügelmittelfeld oder Faciesfeld. Faciesfeld und Intersectorfeld ragen in die distale Flügelhälfte hinein. Der distale übrige Teil hat meist elf eigne Felder.

Ein Pseudohinterrandfeld an das Vorclavusfeld anstoßend, das Ende des Intersectorfeldes mehr oder weniger überragend.

Ein meist sehr schmales, sehr langes, bisher nicht beschriebenes Vorderrandfeld, bei *Parnisa* am deutlichsten ausgebildet.

Zwischen diesen distalen Randfeldern schieben sich sieben Außenfelder oder weil von einer Randmembran überragt, Pseudomarginalfelder, nur bei *Triglena* sechs, ein.

Es bleiben zwei Felder ähnlicher Bildung nebeneinander zwischen dem Faciesfeld und dem schmalen Vorderrandfeld übrig, die ich als Zwillingsfelder benenne.

Im ganzen zählt der Vorderflügel im distalen und proximalen Hauptteil 16 deutliche Felder.

Außer den diese 16 Felder begrenzenden Rippen ist am Vorderrand des proximalen Radicialfeldes eine Parallelrippe und im kleinen Wurzelfeld am Vorderrand eine bisher nicht erkannte, aus dem Flügelwurzelhauptgelenkstück beginnende Rippe. Die zwei proximalen parallelen Vorderrandrippen vereinigen sich dicht vor dem Marginalquergelenk und es wird im distalen Vorderrand, die dem Vorderast des ersten Sectors durch Gelenk angeschlossene Rippe nach dreimaliger Gabelung, deren dritte das sehr schmale, zuweilen im Endteil etwas breitere Vorderrandfeld bildet, zur Randrippe. Die Vorderrandrippe des vorderen Radicialfeldes verschwindet auf der

Oberseite des Flügels zwischen der Vorparallelrippe und der Wurzelfeldrippe, ist nur noch auf der Unterseite sichtbar und teilt sich ganz nahe der Wurzel in zwei Äste, deren vorderer sich mit der vorderen Rippe, der innere mit der Wurzelfeldrippe, die die eigentliche vordere Begrenzung des Wurzelfeldes ist, verbindet.

### Hinterflügel.

Der vordere große Flügelfächeteil läßt drei Feldergruppen oder Reihen erkennen. Sechs proximale Längsfelder als erste und zweite Gruppe und drei, fünf oder sechs Pseudomarginalfelder als dritte Reihe.

Erste Gruppe: proximales Vorderrandfeld, ein Gabelfeld und drittes Radicialfeld.

Zweite Gruppe: drei Parallelradicialfelder bis zur Peripherieparallelrippe reichend.

Dritte Gruppe: Pseudomarginalfelder. Genus *Triglana* drei, Genus *Parnisa* fünf, übrige untersuchte Genera sechs Felder.

Erstes Feld als distales Vorderrandfeld, zweites Feld meist Spitzenfeld, hinterstes mit seinem inneren Ende die Enden der zwei Radicialgruppen trennend.

Außer den diese Felder begrenzenden Rippen und die Rippe am Längsfaltengelenk des hinteren Flügelteils ist am Vorderrand eine Längsrippe, die an der Basis des Haflappens durch die Rippenbegrenzung eines, denselben meist etwas überragenden kleinen Dreieckfeldes mit dem Endteil der Vorderrandrippe des ersten Radicialfeldes verbunden ist. Es dürfte an dieser Stelle ein schwer erkennbares, meist unvollkommen ausgebildetes Gelenk vorhanden sein.

Es ergeben sich in der Anordnung der Pseudomarginalfelder zu der vorderen Gruppe der Proximalfelder drei Typen.

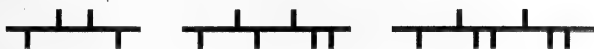
Typus	1	2	3	
Proximalfelder				
vorderes	2	2	2	} Endrippenzahl
Gabelfeld	0	1	2	
drittes	2	3	3	
Pseudomarginalfelder	3	5	6	

Die Gesamtfelderzahl ist neun *Triglana*, zwölf *Parnisa*, dreizehn die Mehrzahl der Genera.

Die Trennungslinie der Pseudomarginalfelder und der vorderen

Gruppe der Radicialfelder präsentiert sich als eine sehr mannigfaltige charakteristische Zickzacklinie mit stumpfen bis spitzen Winkeln, proximalwärts zwei, vier oder fünf, distalwärts gerichtet zwei Winkel nach den Typenschemas

Fig. 1.



### Familiendiagnose der Flügel.

Vorderflügel. Ein Faciesfeld zwischen dem Vorderrand- und Intersectorfeld. Langes, sehr schmales distales Vorderrandfeld. Eine Reihe von sechs bis sieben eingeschobenen Pseudomarginalfeldern. Clavusteil keine Binnenrippen.

Hinterflügel. Drei Parallelradicialfelder von Pseudomarginalfeldern begrenzt. Hintere Radicialfeldergruppe keine Gabelrippe.

### Flügelmaßverhältnisse und Feldergrößenverhältnisse.

Um außer der absoluten Bestimmung der Länge und Breite des Flügels und der der Längenmaße der Felder eines einzelnen Flügels zur Vergleichung mit andern Flügeln auch die Feststellung der Annäherungscharaktere der Species und der übereinstimmenden Eigenarten derselben zur Vereinigung zu Generakennzeichen zu ermöglichen, zeichne ich die Vorder- und Hinterflügel je in gleicher Größe mit einem Quadratennetz. Mit diesen Zeichnungen lassen sich besonders klar die Lage der Felder zueinander und ihre Längen- und Breitenverhältnisse, sowie der besondere Gesamtcharakter erkennen, noch leichter, wenn die Einzelfelder und Feldergruppen gleichwertiger Felder mit verschiedenen Farben begrenzt werden.

Die Differenzen einer Zusammenstellung der auf gleiche Flügelgröße gebrachten Feldermaße einer größeren Anzahl von Genera ergibt die Felderlängenreihenfolge: Faciesfeld, Intersectorfeld, distales Vorderrandfeld als die längsten Felder. Annähernd die Mitte halten die Summe der proximalen Vorderrandfelder, daran schließen sich die Vorclavusfelder, das vordere und hintere Zwillingsfeld. Die größten Längendifferenzen der einzelnen Felder kommen dem Faciesfeld und dem distalen Vorderrandfeld zu, die kleinsten dem inneren und äußeren Zwillingsfeld. Aus den Maßverhältnissen wird sich ein mittehaltendes Schema konstruieren lassen.

Repräsentanten längster und kürzester Längenmaße sind:

	längstes	kürzestes
proximales Vorderrandfeld	<i>Cyclochila</i>	<i>Platypleura</i>
Intersectorfeld	<i>Cyclochila</i>	<i>Huechys</i>
Faciesfeld	<i>Graphopsaltria</i>	<i>Cicada</i>
Vorclavusfeld	<i>Carineta</i>	<i>Fidicina</i>
distales Vorderrandfeld	<i>Platypleura</i>	<i>Cicadatra Parnisa</i>

Im Hinterflügel finden sich sehr lange Felder der vorderen Radicialgruppe bei *Platypleura*, *Cyclochila*, *Zammara*, *Parnisa*, *Cicadetta* bis zweidrittel Flügellänge. Von den Pseudomarginalgeldern erreicht das zweite die größte Länge bei *Fidicina*, *Graphopsaltria*, *Pomponia*. In Gestalt und Größe variieren am meisten das erste und letzte, *Parnisa* hat das größte erste und das kleinste letzte Pseudomarginalgeld. Besonders auffällige Begrenzungslinie zwischen den drei Radicialfeldern und den Pseudomarginalgeldern kennzeichnen die Genera *Triglena*, *Carineta*, *Cyclochila*, *Platypleura* und *Graphopsaltria*. Von den drei Parallellängsfeldern der hinteren Radicialfeldergruppe ist meist das dritte das schmalste, das erste das breiteste und dieses meist das größte Feld der Hauptflügelfläche, besonders bei *Cicada*, *Cicadatra* und *Tettigia*.

Von den Genera des endstehenden Verzeichnisses hat *Leptopsaltria* den schmalsten, die Genera *Cicadatra* und *Cicadetta* die breitesten Vorderflügel, *Zammara* und *Fidicina* die schmalsten, *Platypleura*, *Cicadatra* und *Cicadetta* die breitesten Hinterflügel.

### Flügelflächegelenke.

Wenig oder gar nichts ist, außer der Längsfaltung der Insektenflügel, der Einfaltung der Hinterflügel Coleoptera und der Orthoptera, Forficulidae, bisher über besondere Flügelflächegelenke geschrieben worden, Gelenkbildungen, die dem normal nicht faltbaren ganzen Flügel zu ausgebildeterer Flugbewegungsweise dienen.

Flügelflächegelenke, die die Flügelfläche in gebrochene Fläche, dachförmig, zur Veränderung der Flugweise, zu bringen ermöglichen, finden wir ziemlich allgemein bei den Hymenoptera in der Nähe des sog. Stigma, die eine Sonderbewegung des Flügelspitzenanteils erzielen. Besonders deutlich ausgebildet ist dieses Vorderrandgelenk, wenig proximal vom Stigma, bei den Ophionidae, die sich auch durch den Besitz außerordentlich großer Punktaugen auszeichnen. Bei den Diptera Syrphidae erkennt man, zwar selten vollkommen ausgebildet, an der sog. Vena spuria, als Längsfalte beschrieben, die eine mit

der zweiten Längsrippe beginnende Diagonalrippe durch das vordere Radialfeld quer durch die vordere Querrippe, durch das anstoßende Außenfeld bis nahe der Vorderaußenecke des Discoidalfeldes reichend, ist zwischen der dritten und vierten Rippe wenig proximal vom Ende des mittleren Radialfeldes ein Quergelenk, und vorwärts und rückwärts zur dritten resp. vierten Rippe ein undeutliches Quer-membranfaltengelenk oder Querrippe. Ob eine unvollkommene Neubildung oder ein Rudiment ist noch zu eruieren.

Eine ganz eigenartige Flügelfläche-Querartikulation besitzt die Familie Cicadidae im Vorderflügel.

Vom distalen Ende des Clavusteiles, die Flügelfläche quer halbierend in proximale und distale Hälfte der Beugung, erkennen wir Rippengelenke und Faltengelenke bis zum Vorderrand. An Repräsentanten von bisher 22 Genera habe ich diese Querflügelartikulation mit sekundären Modifikationen festgestellt.

Es reihen sich von hinten nach vorn die folgenden Gelenkbildungen aneinander.

- 1) Clavusrippenendecke der Querrippe und Hinterrandrippe des Hinterrandfeldes.
- 2) Faltengelenk längs der Querrippe bis zum zweiten Sector.
- 3) Gelenk am zweiten Sectorende.
- 4) Membranfaltengelenk im Intersectorfeld.
- 5) Gelenk des hinteren Astes des ersten Sector.
- 6) Membranfaltengelenk durch das Faciesfeld.
- 7) Tangentgelenk des Endes des Vorderastes der Gabel des ersten Sector mit dem ganz kurzen Stiel der nächsten, die Zwillingsfelder und das distale Vorderrandfeld bildende Rippe.
- 8) Faltengelenk längs dem inneren Zwillingsfeld.
- 9) Rippengelenk zwischen proximaler innerer Vorderrandrippe und Zwillingsfelderrippe.
- 10) Faltengelenk längs der Zwillingsfeldrippe.
- 11) Rippengelenk gleicher Art wie das vorvorhergehende.
- 12) Faltengelenk bis zum Ende der vereinigten Vorderrandrippen.
- 13) Vorderrandgelenk.

Von diesen dreizehn Gelenken sind eins, drei, fünf, sieben und dreizehn Rippenendgelenke, fünf zuweilen mit deutlichen Condylflächen, fünf und dreizehn sind etwas schief.

Drei und sieben sind mehr oder weniger langgestreckte Tangentgelenke zweier Rippenenden, parallel sich berührend. Zwei, acht, zehn und zwölf sind Längsrippenfaltengelenke zwischen Rippen und schwach

chitinisiertem Membranrand. Vier und sechs sind reine nicht verstärkte Membrangelenkrinnen.

Das Gelenkspatium erkennt man auf der Flügelunterseite. An den sehr feinen reinen Membrangelenken erscheint eine Rinne auf

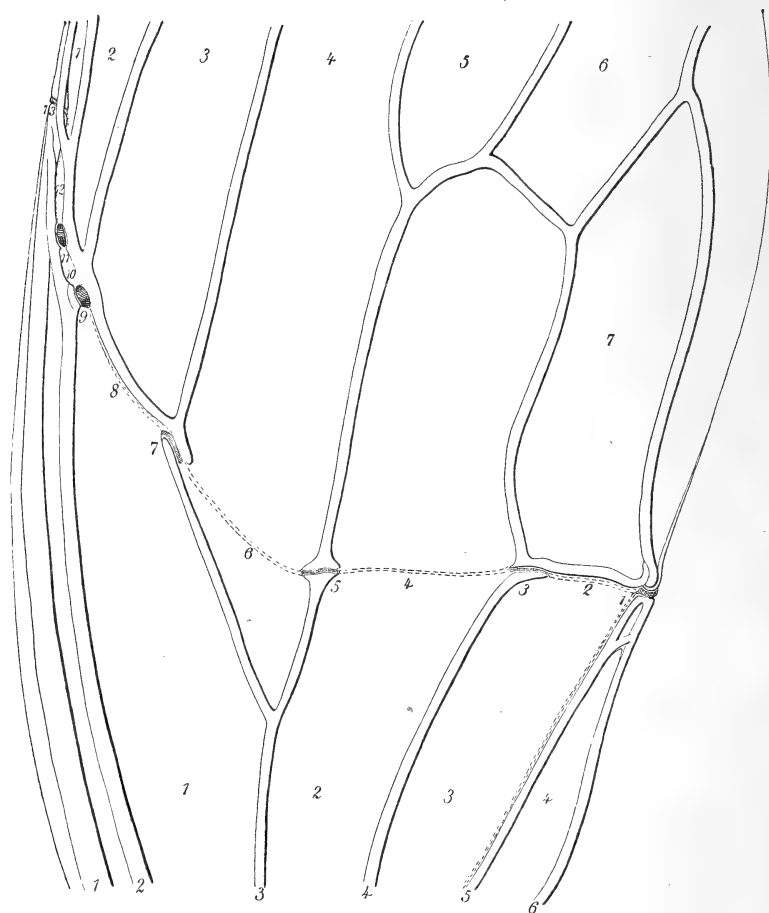


Fig. 2. Flügelquerartikulation der Cicadidaevorderflügel.

1, Vorderrandfeld; 2, 3, Zwillingsfelder; 4, Faciesfeld; 5, 6, Pseudomarginalgfelder; 7, Hinterrandfeld.  
1—13, Rippengelenke und Faltengelenke. 1, Vorderrandfeld; 2, Intersectorfeld, 3, Vorclavusfeld;  
4, Clavusteil. 1, 2, Vorderrandrippen; 3, vorderer, 4, hinterer Sector; 5, 6, Clavusteilrippe.

der Oberseite. Mikroskopische Querschnitte werden den genauen Bau klarlegen.

In den Gelenken zwischen Rippen sieht man deutlich durchgehende Tracheen.



## Flügelwurzelgelenke.

### Cicadidae. Vorderflügel.

Der größere Teil der Flügelwurzel besteht aus einer zum Teil die Leibeshöhle des Thorax schließenden Achselhaut mit weit ausgedehnter Insertion.

Die Insertion der Achselhaut beginnt in der lateralen Einsenkung zwischen Mesothoraxkörper und seinem scharfkantigen am Schildchen teil beginnenden Seitenrand in etwa halber Länge an einem halbkreis- oder S-förmigen chitinierten Wall und setzt sich, unterhalb der Erhebung zur eigentlichen den Flügelwurzelstücken angewachsenen Haut, in seiner Insertion am Außenrand der lateral vorstehenden Hauptvertiefung in einem dreieckigen Stück fort, gelangt an die Basis einer säulchenartigen Erhebung, Columella mit baumwurzelstockartigem Unterteil als Innenrand der Pleuren, mit welcher die Membran an der Innenseite verwachsen ist und auf welcher in horizontaler Lage der Flügel auf der Endfläche aufrucht. Die Achselhaut ist entsprechend der Endfläche der Columella chitiniert. An der Vorderseite der Columellawurzel setzt sich die Insertion der Haut um die vordere Mesothoraxecke fort. Die ganze Insertion der Achselhaut umfaßt ein großes Dreieck, dessen Hypothenuse eingebogen die Vorderecke des Mesothorax ist, das hintere Ende, der halbkreisförmige Wall in der Einsenkung, das vordere Ende, vom Prothoraxrand überdeckt, ein Teil der vorderen Wandung des Mesothorax. Die der Hypothenusenmitte gegenüberliegenden Ecken sind die Pleurenoberränder. In der Insertionsmembran erkennt man, derselben eingelagert, vier Chitinstücke in einem gebrochenen Bogen vom Halbringwall zur Basis der Columella und vor der Columella nach vorn. Die Kante des Mesothoraxaußenrandes geht direkt in die Hinterrandrippe des hinteren anfaltbaren Flügelflächenabschnittes über. Die Achselhaut setzt sich von der Unterseite nicht ganz dem Ende des Clavus an, begibt sich an das Hauptgelenkstück, aus dem die ganz kurze Wurzelfeldrippe hervorgeht. Dieses Hauptgelenkstück hat eine ovoide Gestalt quer zum Clavusteilende und hat dem Clavusteilrand entgegengesetzt zwei tiefe nicht chitinierte schmale Einschnitte, eine schmale Verbindungsstelle mit dem wenig breiten übrigen Teil bildend, aus dem die Wurzelfeldrippe, die als aufgestellte, lateral gesehen, breite Platte beginnt und sich im Wurzelfeld sehr rasch in eine feine Rippe verjüngt. An den Wurzelfeldrippenteil setzt sich mit breiter Basis ein auswärts freistehendes Wurzel-

stück an, das außen einen kräftigen Dorn bildet, der in der Flügelruhelage der Pleurenkante in einem leichten Ausschnitt aufruhrt. Mit dem innerhalb des Dornes meist nicht pigmentierten eckigen Teil artikuliert der Flügelvorderrand mit dem Ende der äußeren Randrippe, unterseits mit dem Ende der Achselhaut. Das wurzelfeldwärts gerichtete Ende des Ovoidstückes artikuliert knieförmig mit einem Gelenkstück, das senkrecht von oben nicht sichtbar ist, und dieses mit einem zweiten in der Tiefe in der Ecke des Wurzelfeldes erkennbaren Stück, das langdreieckig, die Spitze auswärts parallel dem Clavusteilrand, mit der kaum gestielten Gabelrippe artikuliert, deren vorderer Ast das Wurzelfeld, der hintere, sehr fein werdend, parallel mit dem Clavusteil das Vorelavusfeld begrenzt. Lateral von den zwei doppelknieartig sich aneinander reihenden kurzen Gelenkstücken ist die Membran faltengelenkig, die hintere Faltengelenkung setzt sich zwischen dem Vorelavusfeld und Clavusteil fort.

Ein sehr günstiges Objekt für die Klarlegung der Flügelwurzelverbindung mit dem Thorax ist das Dipterengenus *Leptis*. Der Teil der Flügelwurzel der bei den Cicadidae in der Einsenkung zwischen Mesothoraxrand und Thoraxkörper ist, liegt frei und durchsichtig und läßt besonders klar erkennen, daß ein wesentlicher Teil der Wurzelachselhautinartikulation von ansehnlicher Länge mit der lateralen Ecke des Schildchens direkt verbunden ist. Ganz ähnlich ist die Flügelwurzel bei den Neuroptera, Familie Panorpidae, äußerlich in direktem Zusammenhang mit dem Schildchen, möglicherweise innerlich kommunizierend verbunden durch Sehnen- oder Nervenstränge, die aus dem Schildchen kommen. Das im Schildchen locierte Organ ist noch sicherzustellen, bei den Dipteren ist das Schildchen sehr oft fast leer.

### Untersuchungsergebnisse.

- 1) Die Insertion der Flügelwurzelachselhaut beginnt am Schildchen und reicht bis an den Vorderrand des Mesothorax.
- 2) Die Flügelwurzelhaut besitzt eingelagerte Chitingelenkstücke.
- 3) Die Flügelfläche ist mit der Wurzelhaut durch Gelenkstücke verbunden.
- 4) Die Flügelfläche der Vorderflügel einiger Abteilungen hat Rippenartikulationen und Membranfaltengelenke.

**Verzeichnis der untersuchten Cicadidae-Genera.**

<i>Thopha</i>	<i>Pomponia</i>
<i>Cryptotympana</i>	<i>Dundubia</i>
<i>Cicada</i>	<i>Leptopsaltria</i>
<i>Parnisa</i>	<i>Cosmopsaltria</i>
<i>Cicadetta</i>	<i>Graphopsaltria</i>
<i>Tibicen</i>	<i>Tympanoterpes</i>
<i>Huechys</i>	<i>Zammara</i>
<i>Carineta</i>	<i>Platypleura</i>
<i>Proarna</i>	<i>Oxypleura</i>
<i>Cicadatra</i>	<i>Tettigia</i>
<i>Fidicina</i>	<i>Cyclochila</i>

---

# Die Metamorphose von *Ceratopogon mülleri* Kieffer<sup>1</sup>.

Von

G. W. Müller.

---

Mit Tafel VII.

---

Keine Gruppe des Tierreichs bereitet demjenigen, der sich mit der Fauna unsres Süßwassers beschäftigt, so mannigfaltige Überraschungen, als die Fliegen in ihren Larven und Puppen. Eine ungeahnte Fülle von sonderbaren Formen begegnet uns hier, Formen, denen auch der Fachzoologe gelegentlich ratlos gegenübersteht. Im folgenden beabsichtige ich, eine winzige Fliegenlarve zu beschreiben, die durch die Absonderlichkeit der Form, sowie durch ihre Lebensweise einige Beachtung zu verdienen scheint.

Vorkommen: In einem der nach Norden abfallenden Täler des Thüringer Waldes, dem sog. »ungeheuren Grund« findet sich an der östlichen, zurzeit kahlen Wand ein sehr kleines Rinnsal, dessen Wasser kaum zwischen den Steinen hervortritt, fast nur den Grund feucht hält. Dort lebt auf der Unterseite der Steine, vielfach da, wo sie dem Boden mit breiter Fläche aufliegen, eine kleine Fliegenlarve von etwa 3,5 mm (im ausgewachsenen Zustand).

Das Tierchen (Taf. VII, Fig. 1) ist sehr flach gedrückt, die einzelnen Segmente sind seitlich durch sehr tiefe Furchen getrennt, oder tragen, was auf dasselbe herauskommt, jederseits einen umfangreichen warzenartigen Fortsatz (Taf. VII, Fig. 4).

Jeder dieser Fortsätze trägt nahe seiner Basis am Hinterrand einen kleinen Seitenast, der dicht mit konischen Fortsätzen bedeckt ist. An Stelle dieses Fortsatzes treten an den beiden ersten Thorakalringen Warzen von etwa gleicher Größe wie der Hauptfortsatz, der

---

<sup>1</sup> Ich bin Herrn J. J. KIEFFER zu großem Dank verpflichtet für Nachweis der Literatur, ebenso für Bestimmung der Fliege, bzw. für Übernahme der Beschreibung. Die Beschreibung wird erscheinen in vol. XXX der Annales de la société scientifique de Bruxelles. (Description de nouveaux Diptères d'Europe.)

seitliche Fortsatz erscheint tief zweiteilig, man glaubt es zunächst mit den Fortsätzen zweier Segmente zu tun zu haben, ist überrascht, eine so große Zahl von Segmenten zu finden, doch löst sich das Rätsel in der angegebenen Weise. Übrigens erkennt man bei genauerem Zusehen bald, daß man es in den hinteren Ästen der genannten Warzen nicht mit typischen Fortsätzen zu tun hat, daran, daß hier die Borsten fehlen.

Borsten: Von Borsten begegnen uns am Körper zwei Formen: 1) kurze, gerade, sehr kräftige, mit dicker Wandung, 2) längere schlanke, gebogene Borsten. Die bei andern Vertretern der Gattung beschriebenen Borstenformen (gefiederte, geknöpfte usw. Borsten) habe ich vermißt. Die längeren schlanken zeigen ziemlich häufig, doch keineswegs regelmäßig unterhalb der Spitze einen braunen Ring. Von der ersten Form finden sich an jedem Segment jederseits zwei, eine dorsal nahe der Spitze der seitlichen Warze, eine neben der gleich zu erwähnenden länglichen Rückenwarze, bzw. an entsprechender Stelle.

Von der schlanken Form stehen zwei oder drei, gewöhnlich drei, an der Spitze der seitlichen Fortsätze, eine kürzere entspringt ventral nahe dem Hinterrand und der Basis der Warze. Das erste und zweite Thorakalsegment, sowie das Analsegment, die ja wesentlich abweichend gestaltet sind, lassen die gleichen Borsten in etwas veränderter Anordnung erkennen, auf dem Analsegment vermisste ich die mittlere kräftige Borste.

Die ganze Haut ist mäßig dicht mit stark chitinierten Wärzchen bedeckt; dieselben können sich zu konischen Spitzen erheben, so an der Ventralfläche, besonders auffällig am Rand der seitlichen Fortsätze, wo sich immer reichlich Schmutz zwischen ihnen ansammelt; an andrer Stelle werden sie klein und undeutlich, so dorsal an der Spitze der seitlichen Fortsätze. Sie fehlen vollständig auf einem länglich ovalen Feld, das sich auf den meisten Segmenten in der Mitte des Rückens findet, und zwar auf dem 2. Thorakalring, 1.—7. Abdominalring; sie fehlen dem 1., 3. Thorakalring, den zwei letzten Abdominalringen. Das von Chitinwarzen freie Oval bildet die dorsale Fläche einer kräftigen und steilen Warze von entsprechender Form, das genannte Oval ist scharfkantig gegen die übrige Warze abgesetzt, platt. Welche Bedeutung haben diese Rückenwarzen? Die Larve lebt, wie gesagt, an der Unterseite von Steinen, vielfach da, wo sie der Unterlage fest aufliegen, so daß das Tierchen die Nachbarschaft mit der Dorsal- und Ventralfläche be-

rührt, bei der Fortbewegung einen großen Widerstand zu überwinden hat. Unter diesen Verhältnissen scheinen Bewegungsorgane auf dem Rücken sehr nützlich, zweifelhaft kann man nur über ihre Wirksamkeit sein, möglich, daß die Warzen nur bestimmt sind, die Reibung an der Rückenfläche zu vermindern, möglich aber auch, daß sie aktiv der Bewegung dienen, in welchem Fall man sie als Rückenbeine (Pseudopodien) bezeichnen könnte. Für die letzte Deutung scheint der Umstand zu sprechen, daß sie den Segmenten fehlen, welche ventral Bewegungsorgane tragen (1. Thorax, letztes Abdominalsegment).

Bewegungsorgane der Ventralseite. Am ersten Thorakalsegment finden wir den in der Familie der Chironomiden weitverbreiteten falschen Fuß (Taf. VII, Fig. 5); er ist kurz zweiteilig, jede Hälfte trägt nahe dem Hinterrand der Warze eine Reihe von sechs kurzen starken Chitinhaken, davor eine Gruppe von vier längeren, schlanken, schwächer gebogenen Chitinspitzen. Das letzte Segment ist abgestutzt, trägt am Rand einen doppelten Kranz von längeren Chitinhaken, dieselben stehen ziemlich unregelmäßig in einem großen Kreis, doch ist derselbe dorsal auf etwa  $\frac{1}{5}$  seiner Peripherie unterbrochen, ventral in der Mittellinie wenig eingedrückt (Rest einer Verschmelzung aus zwei Warzen). Die Chitinhaken der inneren Reihe sind etwas schlanker als die der äußeren.

Atmung. Weder beim lebenden, noch beim konservierten und in Kanadabalsam aufgehellten Tier habe ich irgend etwas von Stigmen entdecken können. Von Tracheen sieht man beim lebenden Tier Andeutungen. Aus dem After ragen sechs Analschläuche mehr oder weniger weit hervor (Fig. 6). Da diese Analschläuche bei andern Chironomiden, überhaupt Dipterenlarven häufig als Atmungsorgane dienen, lag die Vermutung nahe, daß das auch hier der Fall sein würde. Doch wollte es mir durchaus nicht gelingen, etwas von einer Blutzirkulation in ihnen zu sehen, auch nicht bei jüngeren Larven, die ein recht günstiges Untersuchungsobjekt boten. Da Abschluß des Sauerstoffs (im Objektträger mit Hohlschliff unter Deckgläschen) die Tiere nicht zu einem stärkeren Vorstrecken der Analschläuche veranlaßte, halte ich die Annahme für ausgeschlossen, daß diese als Atmungsorgane dienen. Aber auch sonst habe ich spezifische Atmungsorgane vermißt, konnte keinerlei Anhänge auffinden, die als Tracheen oder Blutkiemen anzusprechen waren. Danach dürfte der Gaswechsel an der gesamten Körperoberfläche erfolgen; die umfangreichen seitlichen Fortsätze, welche eine beträchtliche Vergrößerung

der Oberfläche bewirken, dürften für die Atmung eine Rolle spielen, ohne daß wir sie als spezifische Atmungsorgane ansprechen können.

Die Puppe (Taf. VII, Fig. 2). Die Verpuppung erfolgt ebenfalls an der Unterseite feuchter Steine. Die Puppe bleibt mit den letzten Segmenten in der Larvenhaut stecken, welche, ähnlich wie bei manchen Käferpuppen, die Anheftung vermittelt. Der Körper ist dorsoventral komprimiert, einige Segmente tragen, wie bei der Larve, seitliche Fortsätze; am auffälligsten und untereinander ähnlich gestaltet sind die des 1.—5. Abdominalsegments; hier ist jeder handförmig in 7—9 Spitzen geteilt, zu denen bei dem des ersten Abdominalsegments noch eine umfangreiche Spitze am Hinterrand kommt; dem 6.—9. Abdominalsegment scheint ein seitlicher Fortsatz zu fehlen, doch wird die Untersuchung erschwert, wenn nicht unmöglich gemacht durch die umhüllende dunkle Larvenhaut, die ganz zu entfernen mir nicht gelingen wollte. Immerhin glaube ich sagen zu können, daß, falls hier seitliche Fortsätze vorhanden, diese klein sind, nicht die komplizierte Form wie beim 1.—5. Abdominalsegment haben. Am Thorax können wir fünf Fortsätze unterscheiden, von denen der erste eine rundliche, der dritte eine unregelmäßige Warze bildet, der zweite ist lang und spitz, nach vorn gebogen, mit zwei Ecken an seinem Hinterrand, der vierte und fünfte ebenfalls warzenförmig, aber schlanker als der erste und dritte, nach vorn gerichtet. Augenscheinlich entsprechen diese fünf Fortsätze denen der Larve; auch hier war die Zahl durch Teilung des Fortsatzes des ersten und zweiten Abdominalsegments auf fünf vermehrt. Die Beschaffenheit der Haut ist eine ähnliche wie bei der Larve, wie dort fehlen die Warzen auf einem ovalen Feld des Rückens gewisser Segmente, doch ist dieses Feld nicht scharf abgegrenzt, deshalb wenig auffällig, auffällig ist eine Linie, die in der Mitte jedes derartigen Fleckes einen flachen, nach vorn offenen Bogen bildet. Sie ist augenscheinlich entstanden durch Einziehen des betreffenden Fortsatzes, derart, daß sich in dieser Linie die Ränder der eingezogenen häutigen Tasche berühren. (Die Linie ist sichtbar in Fig. 2 am Thorax, sowie am ersten und zweiten Abdominalsegment.)

Von Stigmen ist nur das prothorakale offen, das an der Spitze eines kurzen kolbigen Fortsatzes liegt. An Stelle des Stigmas findet sich eine Reihe von vier bis neun nebeneinander liegenden Öffnungen, deren jede das Bild einer Rosette bietet. Von dieser Reihe von Öffnungen ziehen strahlenförmig konvergierende Linien zur typischen Trachee. Jede dieser Linien stellt eine Chitinleiste dar, welche eine

Fortsetzung der in die einzelne Öffnung vorspringenden Spitzen bildet. Zweifelhaft bin ich, ob zu jeder der einzelnen Öffnungen ein gesonderter Ast von der typischen Trachee verläuft, oder ob die Trennung der einzelnen Äste erst mehr oder weniger nahe der Mündung erfolgt.

Ich vermute, daß in dieser Beziehung sich nicht alle Äste gleich verhalten, bei den einen die Trennung früher, bei den andern später, vielleicht erst in nächster Nachbarschaft der Mündung erfolgt.

### Beziehung zu andern Larven der Gattung *Ceratopogon*.

Jedem, der sich mit der Fauna unsrer süßen Gewässer beschäftigt, ist wohl einmal die Larve von *Ceratopogon bicolor* begegnet — ein langes, schlankes, wurmartiges Gebilde, das man viel eher als Ringelwurm oder als Nematoden ansprechen möchte denn als Fliegenlarve. Mit dieser unsrer häufigsten oder wenigstens am leichtesten zugänglichen Form hat die hier beschriebene ungefähr so viel Ähnlichkeit wie eine Schlange mit einer Schildkröte, und man wird kaum an die Möglichkeit glauben, daß man es hier mit zwei nahe verwandten Arten, Vertreter einer Gattung, zu tun hat.

KIEFFER hat auch die Gattung *Ceratopogon* Meig. in verschiedene Gattungen aufgelöst, wobei *C. bicolor* in die Gattung *Bexxia* Kieff. kommt, während die hier beschriebene Form in der Gattung *Ceratopogon* verbleibt, so daß also der Verschiedenheit der Larve durch Einordnung in verschiedene Gattungen Rechnung getragen wird.

Für einen Vergleich kommen nur die Vertreter der Gattung *Ceratopogon* s. str. in Betracht, von der wir zehn Arten mehr oder weniger genau kennen.

Einige dieser Arten leben als Larven unter der Rinde abgestorbener Bäume oder Äste (*geniculatus* Guér., *brevipedicellatus* Kieff. = *geniculatus* Duf. nec Guér., *latipalpis* Kieff., *bipunctatus* L.), haben also eine ähnliche Lebensweise wie die hier beschriebene Form, andre in faulenden Pflanzen, in Mist, in Harz. Bei der Mehrzahl der Arten, vermutlich bei allen, sind die Segmente, besonders die des Abdomens, durch tiefe Furchen voneinander getrennt, nirgends aber sind die Furchen so tief wie bei der vorliegenden Art; die Larven werden wiederholt als zylindrisch, die einzelnen Segmente als kugelig beschrieben.

Alle bisher beschriebenen Larven tragen auf dem Rücken eigentümlich gestaltete behaarte oder kugelig erweiterte Borsten; wie gesagt fehlen derartige Borsten bei *Ceratopogon mülleri*, wohl aber



finden sich auch hier zwei auffällig verschiedene Borstenformen. Die zu beiden Seiten der dorsalen Warze stehenden kräftigen geraden entsprechen aus Gründen, die wir gleich kennen lernen werden, den geknüpften oder anderweitig ausgezeichneten, eine weitere Durchführung des Vergleichs ist wegen der Ungenauigkeit der meisten Angaben über Anordnung der Borsten nicht möglich.

Rückenwarze. Bei verschiedenen Arten findet sich eine die mittleren dorsalen Borsten oder zugehörigen Warzen verbindende Linie; abgebildet ist sie bei *geniculatus* Guér., *perrisii* Kieff. (= *brun-nipes* Perr. nec Meig.).

KIEFFER erwähnt sie (l. c. S. 219) von *C. latipalpis*, er beschreibt sie folgendermaßen: »Auf sieben Segmenten, nämlich vom zweiten bis achten Hinterleibsring sind die zwei inneren blasenartigen Dorsalpapillen durch eine querlaufende, schwarzbraune, breite und schwach geschlängelte Linie verbunden.« Ferner erinnert an die ovale Rückenwarze eine quere Linie, die BRAUER nahe dem Hinterrand des 2.—11. Ringes (zweites Thorakal- bis achttes Abdominalsegment) zeichnete, doch verbindet sie hier nicht die mittleren dorsalen Borsten resp. die zugehörigen Papillen. Bei den zuerst genannten Arten spricht die Beziehung von mittleren dorsalen Borsten und Linie deutlich für eine Homologie sowohl der Borsten untereinander, wie der sie verbindenden Linie mit der Rückenwarze von *C. mülleri*. Ob die Rückenlinie auch bei den andern Arten in Beziehung zur Bewegung steht, ist ohne nähere Kenntnis nicht zu sagen.

Von den ventralen Bewegungsorganen dürfte der vordere Schein-fuß bei allen Arten vorkommen, bei *C. resinicola* findet sich eine ähnliche Differenzierung der Chitinanhänge (KIEFFER l. c. S. 218). Der hintere Chitinkranz erreicht augenscheinlich nirgends einen ähnlichen Umfang, sonst fänden wir ihn wohl häufiger erwähnt (GUÉRIN-MÉNEVILLE und BOUCHÉ erwähnen ihn).

Die Eigentümlichkeit, daß die Puppe zum Teil in der Larvenhaut stecken bleibt, erwähnen GUÉRIN-MÉNEVILLE für *C. geniculatus*, BOUCHÉ für *C. lateralis*, PERRIS für *C. laboulbeni*, von *C. bipunctatus* berichtet BRAUER, daß die Larvenhaut überhaupt nicht abgeworfen wird, die Verpuppung in der Larvenhaut erfolgt.

---

**Literatur** vgl. J. J. KIEFFER, Zur Kenntnis der *Ceratopogon*-Larven, in: Allgemeine Zeitschrift für Entomologie. Bd. VI. 1901. S. 216—219, wo sich ein vollständiger Literaturnachweis findet.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel VII.

Alle Figuren beziehen sich auf *Ceratopogon mülleri* Kieff.

Fig. 1. Ausgewachsene Larve von der Ventralseite, nach einer Photographie. 35 mal.

Fig. 2. Leere Puppenhaut von der Dorsalseite; wie 1.

Fig. 3. Prothorakales Stigma und benachbarte Region der Puppe; die warzige Beschaffenheit der Haut ist nur an einer Stelle eingezeichnet. 270 mal.

Fig. 4. 5. Abdominalsegment der Larve von der Dorsalseite gesehen; *S.g.*, Segmentgrenze. Der Pfeil bezeichnet die Sagittalebene und die Lage des Kopfes. 154 mal.

Fig. 5. Die ventrale zweiteilige Warze (Scheinfuß) des 1. Thorakalsegments; links sind die Chitinhaken weggelassen. 154 mal.

Fig. 6. Analschläuche von der Ventralseite. 154 mal.

---

# Anatomisch-histologische Untersuchungen über den Bau der Zehen bei Fledermäusen und einigen kletternden Säugetieren.

Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Binde-substanzen.

Von

**Josef Schaffer**

in Wien.

---

Mit Tafel VIII—XI.

---

Nachdem bei einer Reihe von Vögeln an den Zehen histologisch, wie mechanisch höchst eigentümliche Einrichtungen nachgewiesen werden konnten<sup>1</sup>, welche dazu dienen, die Griff-Beugstellung beim Sitzen oder Hocken des Vogels auf einem Aste automatisch festzuhalten, lag der Gedanke nahe, bei Säugetieren unter ähnlichen Bedingungen ähnliche Vorrichtungen zu suchen.

Für diese Überlegung kamen in erster Linie die Fledermäuse in Betracht, welche, an den Füßen aufgehängt, ihren Winterschlaf halten. Dabei müssen die Füße den sackartig herabhängenden Körper freischwebend tragen, oder es wird auch der Daumen mit zum Ankrallen benutzt; letzteres geschieht auch beim Klettern im wachen Zustande. In der Tat konnte, wie ich schon kurz mitgeteilt habe<sup>2</sup>, O. GROSSER am Daumen, sowie an den Zehen bei einer Reihe von Fledermäusen Einrichtungen demonstrieren, welche große Ähnlichkeit mit den bei Vögeln beschriebenen zeigen. Wie GROSSER anlässlich einer Demonstration in der hiesigen morphologisch-physiologischen Gesellschaft bemerkte<sup>3</sup>, sollen sich diese Sperrvorrichtungen

---

<sup>1</sup> Eine Sperrvorrichtung an den Zehen des Sperlings (*Passer domesticus* L.) (Vorl. Mitt.) Biol. Centralbl. Bd. XXII. 1. Juni 1902. — Über die Sperrvorrichtung an den Zehen der Vögel usw. Diese Zeitschrift. LXXIII. Bd. 1903. S. 377.

<sup>2</sup> Anat. Anzeiger. Bd. XXIII. 1903. S. 478. Anm. 1.

<sup>3</sup> Centralbl. f. Physiol. Bd. XVII. 1904. S. 647.

besonders am Daumen, aber auch an sämtlichen Zehen der hinteren Extremität im Bereiche der Grundphalanx finden und in ihrem Bau ungemein den von mir bei Vögeln beschriebenen Einrichtungen ähnlich sein.

Es liegt demnach hier eine sehr bemerkenswerte Convergenzerscheinung vor, die es wohl rechtfertigt, wenn ich im folgenden einige Beobachtungen über den feineren Bau der Zehen bei verschiedenen Fledermäusen<sup>1</sup> und andern kletternden Säugetieren mitteile. Die biologischen Voraussetzungen sind ja doch bei Vögeln und Säugern nicht dieselben, und so darf man auch Verschiedenheiten in der Ausbildung der Sperrvorrichtung bei den Säugern erwarten. Hauptsächlich sollten diese Untersuchungen jedoch weitere Aufschlüsse über Vorkommen, Verwendung und Bedeutung des vesiculösen oder blasigen Stützgewebes bei den Säugetieren — eine bisher kaum berührte Frage — bringen.

### I. Chiropteren.

Der Einfachheit wegen gehe ich zunächst wieder von der Schilderung der Verhältnisse aus, wie sie sich an sagittalen Längsschnitten darbieten. Fig. 1, Taf. VIII stellt einen solchen durch den freien Daumen der vorderen Extremität von *Vespertilio murinus* dar. Die Sehne des *M. flexor pollicis* (*FS*) zeigt an ihrer Insertion an die Endphalanx (bei *I*) eine Umwandlung ihrer Zellplättchen in blasige Zellen, deren mit Hämatoxylin-Thonerde färbbare Kapseln dem Gewebe ein knorpelartiges Aussehen verleihen. Diese Zellen füllen ihre Kapseln auch an schlechter fixierten Objekten, z. B. aus Alkohol oder Formalin vollkommen und ungeschrumpft aus, erweisen sich also als typische vesiculöse oder blasige Zellen.

Eine solche Umwandlung der Sehnenzellen an Stellen, wo Sehnenfasern in Knochen einstrahlen, ist lange bekannt (*RANVIER*<sup>2</sup>, *RENAUT*<sup>3</sup>); die Zellen wurden jedoch irrthümlich — so gelegentlich auch von mir<sup>4</sup> selbst — für Knorpelzellen gehalten.

Heute wissen wir, daß es sich um eine besondere Form von

<sup>1</sup> Das Material verdanke ich größtenteils der Güte des Herrn Privatdozenten Dr. O. GROSSER, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank ausspreche.

<sup>2</sup> Arch. de Physiol. T. VI. 1874.

<sup>3</sup> Traité d'Histologie pratique. T. I. Paris 1888. p. 355.

<sup>4</sup> Über die Fähigkeit des Periostes Knorpel zu bilden. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. V. 1897. S. 343.

Bindesubstanzzellen handelt, die in ihrer typischen Ausbildung von Knorpelzellen scharf zu trennen sind, jedoch vielfach Übergänge zu solchen zeigen können<sup>1</sup>.

Vor dem Eintritt in den Knochen verkalkt dieses Gewebe in einer schmalen Zone.

Bemerkenswert ist, daß diese Insertion ventralwärts und ziemlich weit vor dem Drehpunkt des Gelenkes stattfindet, infolge einer eigentümlichen Gestaltung der Endphalanx. Diese ist seitlich stark komprimiert, besitzt dagegen an ihrer Basis einen auffallend großen dorso-plantaren Durchmesser, im Vergleich zu dem kleinen Gelenkköpfchen der Grundphalanx (vgl. Fig. 9). Da die Pfanne etwa nur die dorsale Hälfte an der Basis des Krallengliedes einnimmt, bildet die ventrale einen Vorsprung nach unten, an welchen sich erst die Beugesehne, denselben im Bogen umfassend, inseriert.

Im Gegensatz zu den Baumvögeln und vielen krallentragenden Säugetieren, bei denen die Endphalanx in der Ruhelage um 90° nach aufwärts gedreht erscheint, bildet ihre Längsachse bei den Fledermäusen mit jener der folgenden Phalanx höchstens einen sehr stumpfen, dorsalwärts offenen Winkel, so daß die stark gekrümmte Krallenspitze in der Ruhelage stark plantarwärts vorspringt. Die Fledermäuse benutzen ihre Füße ja wenig zum Gehen, die Krallen brauchen daher nicht durch starke Dorsalflexion vor Abnutzung geschützt zu werden, hingegen müssen sie stets zum Einhaken bereit sein.

Die leichte Dorsalflexion des Krallengliedes in der Ruhelage wird aber, wie bei den Vögeln, durch ein dorsales elastisches Band (*DE*) automatisch erhalten, welches fast der ganzen Grundphalanx entlang entspringt und sich mit der dünnen Strecksehne an den dorsalen Pfannenrand ansetzt.

In letztere erscheint knapp vor der Insertion ein Sesamknötchen (*SDE*) eingelagert, welches zur Vergrößerung der Gelenkpfanne beiträgt und histologisch insofern von Interesse ist, als es deutlich einen Übergang von blasigem Stützgewebe in echtes Knorpelgewebe erkennen läßt, worauf ich noch zurückkomme.

Zwischen der Insertion der Beugesehne und dem ventralen Pfannenrande findet (Fig. 2 bei *F'*) der Ein- und Austritt der mächtigen Digitalarterie und -vene statt, welche innerhalb des Krallen-

<sup>1</sup> Über das vesiculöse Stützgewebe. Anat. Anz. Bd. XXIII. 1903. S. 464.

gliedes (Fig. 2) in der zuletzt von GROSSER<sup>1</sup> beschriebenen Weise unmittelbar ineinander übergehen.

Zwischen Sehneninsertion und ventralen Pfannenrand greift von beiden Seiten her auch noch die Nagelwurzel ein, so daß sie an paramedianen Längsschnitten dorsal von der Sehneninsertion getroffen erscheint (Fig. 2 *VNW*). Dieses Verhalten, das sich auch bei andern krallentragenden Säugetieren findet, war schon STANNIUS<sup>2</sup> bekannt; er hat die flügel förmigen Verbreiterungen an der ventralen Fläche des Krallengliedes (vgl. die Fig. 58, Taf. XXIII in der eben zitierten Arbeit von GROSSER), welche die Nagelwurzel umfassen, als Nagelscheide bezeichnet.

Die beträchtliche Verlagerung des Ansatzpunktes der Beugesehne plantarwärts bedingt aber auch einen ziemlich schrägen Verlauf der Sehne gegen die Basis der Grundphalanx. In Fig. 9 ist derselbe durch die punktierte Linie angedeutet, welche mit der Grundphalanx *PH* einen dreieckigen Raum begrenzt, der noch durch eine leichte, dorsad konvexe Krümmung der Phalanx vergrößert erscheint.

In diesem Raume erscheinen, teils in der Horizontalprojektion gesehen, größtenteils aber wirklich eine Reihe von Gebilden untergebracht, die hier zwischen Sehne und Knochen eine geschützte Lage finden. Das sind: der plantare Teil der weit nach rückwärts reichenden Gelenkkapsel (*SVE*), welcher eine fibröse Verdickung der letzteren darstellt, in der gelegentlich blasige Zellen verstreut erscheinen (Analogon des bei andern Tieren an dieser Stelle vorkommenden Sesamknotens); ein mächtiges elastisches Band (*VE*), welches vom proximalen Umschlagsrande der Gelenkkapsel, sowie von der plantaren Fläche der Grundphalanx hinter dem Gelenkköpfchen entspringend nach rückwärts zieht und in einer größeren Ausdehnung in den Rücken der Beugesehne einstrahlt; weiter, wie ebenfalls bereits GROSSER<sup>3</sup> erwähnt, ein Paket dichtgedrängter VATER-PACINISCHER Körperchen, deren Zahl in einem Falle 10—12 betrug (Fig. 2 *L*); endlich ziehen durch diesen Raum die Digitalgefäße und -nerven. In einiger Entfernung von der Insertionsstelle tritt an der plantaren Oberfläche der Beugesehne ein eigentümlicher Belag auf (Fig. 1 *VK*), welcher in einem Falle eine Länge von 1.8—1.9 mm, in einem andern eine solche von 2.4 mm besaß, und an seiner höchsten Stelle in der

<sup>1</sup> Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems der Chiropteren. Anat. Hefte. Bd. XVII. 1901. S. 170 u. f.

<sup>2</sup> Vergl. Anatomie d. Wirbeltiere. Berlin 1846. S. 356.

<sup>3</sup> l. c. S. 174.

Mitte der Sehne eine Dicke von etwas über 50  $\mu$  erreichte. Er setzt sich am Durchschnitt (Fig. 4 *T*) ziemlich scharf von den darunterliegenden Sehnenbündeln (*S*) ab und verliert sich nach beiden Enden hin mit zugeschärfem Rande (*KBE*).

An der isolierten Sehne, von der Fläche betrachtet, zeigt dieser Belag (Fig. 3) eine unregelmäßig-endothelartige Zeichnung von kleinen und größeren, rundlichen, eckigen, meist aber senkrecht zur Längsrichtung (Fig. 3 *PD*) der Sehne stark verlängerten Feldern, welche von schmalen Spalten getrennt werden, die bei tiefer Einstellung wie helle Kittlinien erscheinen. Hier und da erscheint der Rand eines solchen Feldes etwas aufgewulstet, was der Oberfläche bei schwacher Vergrößerung ein rauhes Ansehen verleiht. Im allgemeinen ruft jedoch die Felderung an der Oberfläche kein besonderes Relief hervor, wie dies in so ausgesprochener Weise schon bei schwacher Vergrößerung z. B. an den Beugesehnen des Sperlings zu sehen ist. Mit andern Worten, es scheinen hier die höckerigen oder halbkugelförmigen Erhebungen, die *organes cephaloides* von RANVIER<sup>1</sup>, zu fehlen.

In Wirklichkeit entsprechen jedoch den einzelnen Feldern am senkrechten Durchschnitt zungen- oder blattartige Erhebungen, die so dicht aneinandergedrückt sind, daß die trennenden Spalten nur da und dort deutlich zu sehen sind. Sämtliche Erhebungen endigen jedoch in der Regel in einer Fläche und so entsteht an Stelle des bei den Baumvögeln beschriebenen Reliefs von halbkugeligen Vorragungen (*organes cephaloides*) eine mehr endothelartige Zeichnung.

Ein weiterer Unterschied von den Vögeln ist der, daß diese blattförmigen Oberflächenbildungen nicht wie bei jenen distad, sondern in entgegengesetzter Richtung geneigt sind (Fig. 5).

Die wahre Form dieser Erhebungen habe ich erst an Objekten gesehen, die nach dem Winterschlafes getöteten Tieren entnommen worden waren.

Bei solchen Tieren zeigen eine Reihe von Geweben Veränderungen, welche wohl auf die während des Winterschlafes eingestellte Wasseraufnahme, bei fortdauernder, wenn auch sehr herabgesetzter Abgabe zurückgeführt werden müssen. An solchen Objekten erscheinen z. B. die blasigen Zellen in Rückbildung, die VATER-PACINISCHEN Körperchen bis auf kaum kenntliche Reste geschwunden, wie eingetrocknet (Fig. 1 *DL*) und die Spalten zwischen den Sehnen-

<sup>1</sup> C. R. Acad. Sc. Paris. V. CVIII. 1889. p. 433.

höckern treten deutlich hervor (Fig. 5 *Sp*). Sie trennen vollkommen zellenlose, zungenförmige Bildungen von längsstreifigem Ansehen, deren abgeflachte Enden in proximaler Richtung etwas umgebogen erscheinen (Fig. 5 *H*). Die Spalten werden von einer Grenzmembran ausgekleidet, welche sich auf die freie Oberfläche der Sehne fortsetzt und hier am Durchschnitt als glänzender Saum (Fig. 4 *M*) zu sehen ist.

Erst in der Tiefe des Sehnenbelages, wo die zungen- oder blattförmigen Oberflächendifferenzierungen zu einer fast hyalinen Masse zusammenfließen, welche in die faserige Sehnensubstanz übergeht, treten spärliche blasige Zellen auf, welche deutliche Zeichen der Rückbildung zeigen (Fig. 5 *B*, *B'*).

Anders fand ich das Verhalten bei einem im Beginne des Winterschlafes getöteten Tiere. Außer daß hier, wie erwähnt, getrennte Sehnenhöcker infolge ihrer dichten Aneinanderpressung kaum wahrgenommen werden können und dieselben nur einen oberflächlichen zellfreien Saum von ziemlicher Breite bilden (Fig. 4 *ZA*), der deutlich senkrecht gestreift erscheint, sieht man in dieser faserigen Grundsubstanz kaum färbbare Zellreste von verschiedener Form, mit und ohne nachweisbare Kerne, Zellreste, die sich oft kaum mehr von der Grundsubstanz abgrenzen lassen.

Es handelt sich hier offenbar, wie ich dies an den Höckern verschiedener Vogelsehnen beschrieben habe, um eine Umwandlung von Zellen in Grundsubstanz.

Noch tiefer treten aber schön entwickelte, dichtgedrängte, aber meist isolierte, blasige Zellen auf (Fig. 4 *B'*), von denen viele mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch färbbare Kapseln oder schmale Höfe besitzen.

An Formalinobjekten färben sich die Kapseln vieler dieser Zellen in stark verdünnter Thioninlösung metachromatisch, wie im echten Knorpel; die Zellen selbst füllen die Kapseln jedoch vollkommen ungeschrumpft aus.

Weitere, auf ein größeres Material ausgedehnte Untersuchungen werden zeigen müssen, ob diese geschilderten Unterschiede, wie es den Anschein hat, auf Veränderungen durch den Winterschlaf zurückzuführen sind oder auch nur auf individuellen Verschiedenheiten beruhen.

Eine neuerliche, fast bis an die Oberfläche reichende Ansammlung solcher blasiger Zellen findet sich an der dorsalen Fläche der Beugesehne weiter proximad, dort, wo sie über das Metacarpophalangealgelenk schleift (Fig. 1 *DK*).



An den Stellen dieser Einlagerungen erscheint die Sehne etwas verbreitert und abgeflacht. Diese Sehne läuft von ihrer Insertion an scheidenlos, einfach in einem Spaltraum zwischen Haut und dem Knochen mit seinen ventralen Weichgeweben in einer Ausdehnung, welche mehr als die distale Hälfte der Grundphalanx beträgt. In der proximalen Hälfte der letzteren tritt sie in eine eigentümlich gebaute, starre Sehnenscheide, welche mit der Haut nicht verwachsen ist und sich daher leicht isoliert darstellen läßt.

Am sagittalen Längsschnitt (Fig. 1 *SH*) zeigt sie sehnige Blätter, welche mit abgerundeten und leicht keulenförmig verdickten Kuppen etwas über die Innenfläche vorragen (Fig. 4 *Sp*), in ziemlich gleichmäßigen Zwischenräumen proximal geneigt und sehr zellarm sind; die Zwischenräume werden von dichtgedrängten blasigen Zellen (*B*) ausgefüllt.

Bemerkenswert ist, daß bei *V. murinus* an der Oberfläche dieser blasigen Zellen in den regelmäßigen Zwischenräumen zwischen den vorspringenden Sehnenblättern, deren Zahl am Daumen in einem Falle 27—28, in einem zweiten nur etwa 15 betrug<sup>1</sup>, häufig sich noch kürzere oder längere sehnige Bündel aufgelagert, gleichsam intercaliert finden (Fig. 4 *IB*). Eine genauere Darstellung des Verhältnisses dieser Sehnenscheide zum Knochen, sowie ihres feineren Baues kann nur unter Berücksichtigung von Isolationspräparaten und Flächenbildern gegeben werden; dies soll weiter unten geschehen.

Am proximalen Ende der Sehnenscheide, von derselben getrennt, findet sich ein niedriger, sehniger Ring (Fig. 1 *SR*), welcher aus dem Knochen entspringt und zur weiteren Führung der Sehne dient, manchmal aber, wie in dem abgebildeten Falle, auch so verschoben erscheint, daß er das proximale Ende der Sehnenscheide umfaßt.

Im wesentlichen ähnliche Verhältnisse, wie am Daumen der Flügel, finden sich an den mehrgliederigen Zehen des Fußes, wie aus dem in Fig. 2 dargestellten Medianschnitte durch die Mittelzehe von *V. murinus* ersichtlich ist. Nur erscheint hier die eigentümliche Sehnenscheide mit ihren Blättern tiefer gerückt, an die Basalphalanx verlegt (*SH*). Diese Sehnenscheide ist auch hier frei, d. h. nicht mit der Haut, sondern nur mit dem Knochen verwachsen und nimmt

<sup>1</sup> Dieser auffallende Unterschied in der Anzahl der Sperrschneiden scheint hauptsächlich mit der ebenfalls sehr verschiedenen Länge der Grundphalanx bei diesen zwei Tieren zusammenzuhängen; dieselbe betrug bei dem ersten Tiere, dessen Geschlecht sich nicht mehr feststellen ließ, über 6 mm, bei dem zweiten, einem von mir nach dem Winterschlaf getöteten Weibchen nicht ganz 4 mm.

eine größere Strecke des Knochens ein, indem sie schon in der distalen Hälfte der Phalanx beginnt.

Auffällig ist hier die beträchtliche Höhe der sehnigen Blätter im distalen Teil — sie beträgt über 100  $\mu$  — und ihre Höhenabnahme gegen die Fußwurzel auf etwas unter die Hälfte. Die Zahl der Blätter betrug hier 26—28, annähernd ebenso viel, wie am Daumen des ersten Falles; dagegen sind die Zwischenräume zwischen ihnen geringer, betragen etwa 30  $\mu$  im Mittel. Das Gewebe in denselben besteht mehr aus dichtgedrängten, protoplasmaarmen Zellen, die nur selten eine deutliche Kapsel zeigen; dagegen ragen die freien Ränder oder Kuppen der Blätter, welche, wie die ganze Innenfläche der Scheide von einem Grenzhäutchen überzogen werden, weiter über die Innenfläche hervor.

Dieses Aussehen der Sehnenscheide entspricht dem aufgerichteten Zustand der Sperrschneiden; man kann denselben künstlich herstellen, wenn man z. B. aus der Sehnenscheide des frischen abgeschnittenen Daumens die Sehne gegen das Krallenglied herauszieht.

Entsprechend der bedeutenden Länge der Beugesehne ist aber an den Zehen zwischen die geschilderte Sehnenscheide und die Insertion noch eine weitere Führung eingeschoben. Es ist dies eine kurz röhrenförmige Sehnenscheide mit glatter Innenfläche (*SCH*), deren distalste Bündel an der Basis der Mittelphalange entspringen, während die proximale Hauptmasse derselben knapp hinter dem Gelenkköpfchen in den Knochen der Grundphalanx sich einsenkt. Dorsal wird der Raum dieser kurzen Sehnenscheide durch das fast rein fibröse Sesamknötchen an der Insertion der Sehne des *M. flexor perforans et perforatus* (*SVM*) eingeengt.

Der Sehnenring an der Basis der Grundphalanx fehlt hier dagegen.

In dieser ganzen geschilderten Einrichtung wird man unschwer eine, wenn auch nicht so hoch wie bei den Baumvögeln entwickelte, aber doch wirksame Sperr- oder Hemmungsvorrichtung erkennen.

Versucht man die wesentlichsten Unterschiede derselben bei den Baumvögeln und den Fledermäusen kurz einander gegenüberzustellen, so fällt zunächst — wenn man nur die bei *V. murinus* geschilderten Verhältnisse in Betracht ziehen wollte — bei letzteren der Mangel an ausgeprägten Knorpelhöckern an der plantaren Sehnenoberfläche, sowie der ausgesprochener Sperrschneiden, welche zwischen erstere eingreifen würden, auf. Wie ich aber im folgenden zeigen werde, ist dieser Unterschied kein wesentlicher, da sich Sehnenhöcker

und Sperrschneiden bei andern Fledermäusen in derselben Vollendung ausgebildet finden, wie bei Baumvögeln.

Wesentlich ist dagegen, daß bei den Fledermäusen die Sehnen-scheide nicht mit der Haut, dagegen um so fester mit dem Knochen verwachsen ist, möglichst nahe an die Fußwurzel gerückt erscheint und daß die Sehneninsertion so weit plantarwärts erfolgt, d. h. daß die Sehne von ihrem Ansatzpunkte schief auf die Sehnnenscheide zu verlaufen und beim Eintritt in dieselbe gleichsam eine Knickung erfahren muß.

Beim Baumvogel finden wir die Sperrschneiden an der Unterfläche des Fußes möglichst weit nach vorn gerückt und zieht die Sehne infolge der starken Dorsalflexion der Endphalanx parallel mit der Achse der gestreckten Zehen.

Während die Sperrvorrichtung an den Zehen der Vögel, um in Wirksamkeit zu treten, des Druckes der Körperschwere bedarf, durch den die Sperrschneiden in die Höcker der zurückgezogenen Sehnen eingedrückt werden, fällt dieses Moment bei der Mechanik des Fledermausfußes weg oder spielt wenigstens keine wesentliche Rolle.

Die Fledermaus hängt an ihren Zehen, wobei sie jedoch nicht einen Ast in geschlossener Griffbeugstellung umfaßt, sondern sich nur mit den stark gekrümmten Krallenspitzen einhakt, ohne daß durch äußeren Druck die Sehnnenscheide gegen die Sehne gedrückt würde, wenn dies auch gelegentlich vorkommen kann.

Die Hemmungseinrichtung muß also hier vornehmlich die Plantarflexion des Krallengliedes entgegen dem Zuge der Körperschwere erhalten; dies wird nun auch in der Tat durch die geschilderte Einrichtung am Fledermausfuß gewährleistet, was ich an dem Schema in Fig. 38 anschaulich zu machen versuche. Beim schrägen Eintritt der Sehne *PS* in die feste Sehnnenscheide *SH* kommt durch den Zug der Körperschwere an dieser Sehne, welcher im Schema durch das Gewicht *KG* versinnbildlicht ist, eine Komponente zur Wirkung, durch welche die plantare Sehnenoberfläche fest an die Innenfläche der Sehnnenscheide gepreßt wird; durch die Körperschwere wird aber auch das elastische Band *VE*, durch welches die Sehne am Knochen befestigt ist, in der Richtung des Pfeiles gedehnt, wodurch dasselbe einen Zug in entgegengesetzter, das ist distaler Richtung ausübt. Durch diesen Zug wird die Sehnnenscheide als ganzes etwas distalwärts gezogen und werden die Sperrschneiden *Z* aufgestellt, durch die Zugkomponente zwischen die Höcker der Sehnenoberfläche eingepreßt, wobei noch das plantarwärts stark vorspringende Pfannen-

ende der Grundphalanx eine Rolle spielt, und so wird ein Vorgleiten der Sehne verhindert, d. h. die zum Festhängen nötige Plantarflexion des Krallengliedes erhalten, ohne daß dabei eine Muskel-tätigkeit beansprucht würde.

Ich erinnere hier daran, daß auch unter den Vögeln bei einer gewissen Gruppe, nämlich bei den Raubvögeln, die Sperrvorrichtung hauptsächlich auf Zug wirkt, dann, wenn das Tier Beute mit den Fängen gefaßt hält und durch die Luft fliegt. Es kann nun als ein glänzender Beweis für den Satz, daß ähnliche funktionelle Beanspruchung auch ähnliche mechanische Einrichtungen bedingt, gelten, wenn wir sehen, daß die Hemmungseinrichtung am Fledermausfuß ganz wesentliche Stücke mit der Sperrvorrichtung am Raubvogelfuß gemein hat, während beide prinzipiell verschieden sind von der Greifmechanik des Hockerfußes.

Auch am Raubvogelfuß findet man das Krallenglied plantarwärts gekrümmt und so die Insertion der Beugesehne etwas nach dieser Richtung verlegt. Die Sehne trifft daher ebenfalls unter einem stumpfen Winkel auf die Sehnenscheide, welche nur in der Einzahl vorhanden und möglichst nahe an die Fußwurzel verlagert ist. Sie ist fest mit dem Knochen verwachsen, starr und mit sehnigen »Sperrschneiden« versehen, welche vermöge ihrer Höhe im aufgestellten Zustande tief zwischen die Sehnenhöcker einzugreifen vermögen. Die letzteren verleihen der Sehnenoberfläche ebenfalls kein »Katzenkopfpflaster« ähnliches Relief und sind am senkrechten Durchschnitt ebenfalls eher proximad geneigt, im Gegensatz zu den ausgesprochen distad geneigten Sehnenhöckern der Baumvögel.

Wie fest die »Sperre« dieser Vorrichtung zu halten imstande ist, konnte ich jüngst sehen, als ich an einem Habichtsfuß, den ich in Beugestellung unter Zurückziehung der Sehnen durch Aufbinden auf eine Holzrolle fixiert hatte, die gekrümmte Mittelzehe zu strecken versuchte. Ich mußte eine beträchtliche Gewalt anwenden, bis ich die Streckung des Krallengliedes mit einem fühlbaren Ruck erzielte; ich hatte jedoch nicht die »Sperre« zu lösen vermocht, sondern die Beugesehne an ihrer Insertion losgerissen!

Was nun den mechanischen Charakter dieser automatisch wirkenden Aufhängevorrichtung bei den Chiropteren betrifft, so verdanke ich darüber Herrn Geheimrat Prof. Dr. REULEAUX in Berlin wichtige Aufschlüsse, wofür ich ihm auch an dieser Stelle verbindlichst danke.

Die bewegliche Sehne bildet mit der am Knochen befestigten Sehnenhülse ein laufendes Trackgesperre, wobei die einseitigen Zähne

am »starren« Stück, der Hülse, in die Oberfläche der Sehne eingreifen. Wo diese selbst wieder Höcker trägt, findet eine gegenseitige Verzahnung statt; wo jedoch solche fehlen, werden die Sperrschneiden in die druckelastische Sehnenoberfläche eingepreßt. Dies scheint einerseits durch den schiefen Eintritt der Sehne in die kurze Hülse (in proximader Richtung), anderseits durch die Abdrängung der aus der Hülse austretenden Sehne durch den plantaren Vorsprung am Pfannenende der Grundphalanx bewirkt zu werden. Die Sehne ist gleichsam im Bogen durch die Hülse, wie durch ein Öhr durchgezogen und dadurch wird eine gewisse Reibung und Klemmung erzielt, welche die Sehne in der Hülse festhält.

Das Gesperre ist also nicht so rein Zahngesperre, wie bei den Vögeln, sondern zeigt, wenigstens bei einigen Arten, auch Anklänge an ein Klemm- oder Reibungsgesperre.

Die Hemmungseinrichtung, welche ich bei *Vespertilio murinus* kurz beschrieben habe, zeigt nun bei den verschiedenen Arten von Fledermäusen ebenso mannigfaltige Verschiedenheiten, wie ich sie bei den Vögeln hervorgehoben habe. Sie beziehen sich auf Zahl und Ausbildung der sehnigen Halbringe (Sperrschneiden oder -wülste) in der Sehnenscheide, auf die Art des plantaren Sehnenbelags usw. Diese Verschiedenheiten sind manchmal selbst bei nahestehenden Formen erkenntlich, so daß einzelne derselben allenfalls auch für die Systematik eine gewisse Bedeutung gewinnen könnten; andre wieder, wie gerade die Zahl der Sperrschneiden, die Länge des plantaren Sehnenbelags und der Sehnenhülse scheinen großen individuellen Schwankungen unterworfen zu sein. Dies soll die folgende Beschreibung einiger andrer Fledermäuse zeigen; außerdem soll dieselbe zur Ergänzung der kurzen Schilderung von *V. murinus* dienen.

Von Mikrochiropteren untersuchte ich zunächst aus den einheimischen Familien der Vespertilioniden und Rhinolophiden *Vespertilio Daubentonii* und *V. mystacinus*, *Vesperugo noctula* und *V. pipistrellus*, *Rhinolophus ferrum equinum*; von den exotischen Megadermidae *Rhinopoma microphyllum* und von den Taphozoidae *Taphozous mediventris*. Von den Macrochiropteren stand mir ein Daumen von *Pteropus (edulis?)* zur Verfügung.

**Vespertilio Daubentonii.** — Entfernt man von einem abgetrennten Daumen unter der Lupe die Haut, die Beugesehne und alle andern Weichteile, die sich durch Nadelzug entfernen lassen, so bleibt nur die knöcherne Phalanx (Fig. 9 PH), welche in der Längsrichtung eine leichte plantarwärts offene Krümmung zeigt und ein

dem Knochen an seinem plantaren Umfange in der proximalen Hälfte nach Art eines Tonnengewölbes aufsitzendes, knorpelhäutiges, klaffen- des Rohr (*SH*), welches ich wegen seiner starren Beschaffenheit als Sehnenhülse bezeichne. Der Querdurchmesser dieser Sehnenhülse nimmt von vorn (distad) nach hinten (proximad) ab, entspricht aber ungefähr der Dicke des knöchernen Trägers; am Isolationspräparat, im optischen Durchschnitt gemessen, betrug der dorsoventrale Durchmesser der Hülse am distalen Ende 315  $\mu$ , am proximalen 263  $\mu$ . Ihre Länge betrug in diesem Falle 0,76 mm.

Schon bei schwacher Vergrößerung läßt die Sehnenhülse hellere, in ihrer Wandung circular verlaufende rippen- oder bandartige Einlagerungen in ziemlich gleichmäßigen Abständen erkennen, welche mit einer dreieckigen Verbreiterung, als ein Bündel SHARPEYScher Fasern (Fig. 10 *Sp'*), aus dem plantaren Seitenrande des Knochens entspringen und in U-förmigen, distad geneigten Bogen nach der andern Seite ziehen, wo sie sich wieder mit fächerartiger Verbreiterung in den Knochen einsenken.

Dieses Verhältnis wird besonders an Querschnitten, welche entsprechend der Richtung der Bogen etwas zur Längsachse des Knochens geneigt sind, deutlich (Fig. 13). An diesen erkennt man auch, daß die sonst ausschließlich aus concentrischen, den ganzen Markkanal (*M*) umfassenden Lamellen bestehende Diaphyse (*PH*) an der Insertion der Sehnenhülse eine Resorptionsfläche zeigt, welche den rein lamellären Knochen von dem infolge der einstrahlenden SHARPEYSchen Faserbündel mehr geflechtartigen trennt. Die strebepfeilerartig verbreiterten Wurzeln der Sehnenhülse (*Sp'*) sind schon vor ihrem Eintritt in den Knochen verkalkt (*VK*). An ihrer Innenseite verläuft je ein fibröses Längsbündel (*LB*), die zweigeteilte Sehne des *M. flexor perforans et perforatus*.

Betrachtet man die isolierte Sehnenhülse von der Außenfläche bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 10), so findet man bei oberflächlicher Einstellung eine dünne Lage feiner, platter Bindegewebsbündel (in der Figur durch die von links unten nach rechts oben ziehenden strichförmigen Spalten angedeutet), welche den Verlauf der tieferliegenden, helleren Rippen *Sp* fast unter rechtem Winkel kreuzen, ganz ähnlich, wie ich dies von den Sehnencheiden des Sperlings beschrieben habe<sup>1</sup>.

Bei tieferer Einstellung werden die Rippen *Sp* und die blasigen

<sup>1</sup> Diese Zeitschrift. LXXIII. Bd. 1903. S. 393.

Zellen, welche die Zwischenräume  $SF$  zwischen jenen ausfüllen, aber in dünner Lage auch über die vom Knochen entfernten Teile der Rippen wegziehen, sichtbar. Gegen den Knochen  $K$  zu fahren die Rippen pinselförmig auseinander ( $Sp'$ ), d. h. sie lösen sich in gesonderte Faserbündel auf, welche Reihen gewöhnlicher Bindegewebszellen zwischen sich einschließen. Je mehr man sich dem Scheitel der Sehnenhülle nähert und je tiefere Einstellungsebenen man durchmustert, desto mehr verlieren sich die Zellen aus den Rippen und ihre Scheitel stellen fast zellenlose oder in engen, kurzen Spalten nur Zellreste einschließende, glänzende, dicht fibrillierte Bündel dar, welche an der Innenfläche der Hülle (Fig. 11) anscheinend mit scharfen Rändern  $R$  wie Sperrschneiden vorspringen.

An Querschnitten durch die Sehnenhülle wird man demnach verschiedene Bilder erhalten, je nachdem der Schnitt durch eine Sperrschneide oder zwischen zwei solche gefallen ist. Da die schmalen und hohen, eigentlich blattförmigen Sperrschneiden jedoch in der Ruhelage ziemlich stark proximad geneigt sind, gelingt es nie, auch nicht an nach dem Verlauf der Rippen orientierten Querschnitten eine solche ihrer ganzen Höhe nach zu treffen. Trifft man ihren freien Rand (Fig. 13  $Sp$ ), so erscheinen weiter in der Tiefe die blasigen Zellen  $B$  getroffen, welche die Zwischenrippenräume ausfüllen.

Die Anzahl der Rippen betrug hier 16.

Die Sehne des *M. flexor pollicis*, welche in der Sehnenhülle verläuft, zeigt an ihrer Insertion an die Endphalanx dieselben Verhältnisse, wie bei *V. murinus*. Ganz anders dagegen gestaltet sich der ventrale Sehnenbelag, dessen Länge hier etwas über 1 mm betrug. Trägt man eine solche Sehne an ihrer Insertion ab und bringt sie auf den Objektträger, so zeigt sie im Vergleich zu ihrer Dünne eine auffallende Festigkeit und Steifheit. In Fig. 6 ist eine solche Sehne, und zwar ihre distale Hälfte, von der plantaren Fläche dargestellt. Sie besitzt ein gefiedertes Aussehen, indem die Bündel alle von der Mittellinie in distad offenen Winkeln nach außen divergieren.

In geringer Entfernung von der Insertion beginnen zwischen den Sehnenbündelchen erst vereinzelte, dann ganze Reihen ( $RB$ ) blasiger Zellen mit glänzenden Kapseln aufzutreten, ganz ähnlich, wie solche von RENAUT<sup>1</sup> in den Vogelsehnen und von CIACCIO<sup>2</sup> in

<sup>1</sup> Arch. de Physiol. T. IV. 1872. p. 278.

<sup>2</sup> Mem. dell' Accad. Sc. Bologna. S. III. T. II. 1872. p. 279.

den Schwanzsehnen vom Maulwurf beschrieben worden sind. Ihre Zahl nimmt proximad immer mehr zu, sie rücken immer dichter aneinander, bis sie einen geschlossenen, knorpelartigen Belag (*KB*) bilden, welcher die plantare Oberfläche der Beugesehne bedeckt und über ihre Seitenränder noch teilweise auf die dorsale Fläche übergreift.

Dieser knorpelartige Belag ist aber dadurch wesentlich von dem bei *V. murinus* unterschieden, daß er keinerlei Felderzeichnung an der Oberfläche bedingt, auch wenn man letztere bei stärkerer Vergrößerung und ganz oberflächlicher Einstellung betrachtet. Man sieht dabei vielmehr (Fig. 7), daß es sich um eine ganz oberflächliche Lage blasiger Zellen (*Z*) handelt, welche zwar von dem Typus dieser Zellen insofern etwas abweichen, als ihre Körper nicht das glasartig homogene Aussehen zeigten, ihre dünnen Kapseln *K* aber vollkommen ausfüllen. Diese Kapseln sind vielfach miteinander zu einfachen Scheidewänden verschmolzen, ohne daß eine Trennungslinie wahrnehmbar wäre; stellenweise finden sich kleinste oder größere Zwickel *ZW*, welche von einem dünnen Häutchen verschlossen erscheinen, durch das die Sehnenbündel oder Zellen aus der tieferen Schicht durchschimmern. Die Bedeutung dieser Zwickel wird erst beim Vergleiche mit Durchschnitten durch die Sehne verständlich. Zerzupft man eine solche Sehne mit Nadeln, so gelingt es stellenweise, den knorpelartigen Belag auf größere Strecken im Zusammenhang zu isolieren. An solchen Isolationspräparaten (Fig. 8) erkennt man leicht, daß es sich um ein Oberflächengrenzhäutchen der Sehne handelt, mit welchem die blasigen Zellen fest verwachsen sind und in welches teilweise auch die Sehnenfibrillen einstrahlen (*F*). Wo die Zellen nicht mehr in geschlossenem Verbands, sondern nur einzeln liegen, tritt dieses Grenzhäutchen besonders deutlich hervor (*M*), ebenso wie es an Durchschnitten als glänzender Saum an der Oberfläche der Sehne sichtbar ist (Fig. 12 *M*). Am sagittalen Längsschnitt durch Sehnenhülse (Fig. 12 *V*) und Oberfläche der Sehne (*T*) sieht man, daß erstere im wesentlichen ähnliche Verhältnisse, wie bei *V. murinus*, zeigt, nur scheinen die zellfreien Kuppen der Sperrschneiden (*Sp*) mehr abgerundet und nicht keulenförmig verdickt; auch vermisste ich die häufig intercalierten Bündel an der Oberfläche der Zwischenräume. Dagegen finde ich zwischen den blasigen Zellen der letzteren (*B*) fast regelmäßig vereinzelte Fettzellen (*F*) eingestreut.

Viel auffallender ist jedoch der Unterschied, den der plantare



Sehnenbelag zeigt. Die blasigen Zellen desselben sind reichlich und reichen stellenweise fast bis an das Oberflächenhäutchen (*B*); wie stets, lassen einzelne derselben Rück- oder Umbildungserscheinungen erkennen (*B'*). An andern Stellen bedeckt die blasigen Zellen eine breitere Zone einer undeutlich faserigen Masse (*ZL*), die jedoch nicht in Form gesonderter, zungen- oder höckerartiger Massen sich erhebt und manchmal deutlich die Eindrücke der gegenüberliegenden Sperrschneiden in Gestalt seichter Gruben (*L*) erkennen läßt. Diese oberflächliche, faserige Masse ist es nun, welche bei der Flächenansicht die Zwickel (Fig. 7 *ZW*) zwischen den aneinander geschlossenen, blasigen Zellen bildet.

Im ganzen erinnert dieses Verhalten einigermaßen an den Belag blasiger Zellen, der von TILLMANN<sup>1</sup> und mir<sup>2</sup> beim Menschen an der Innenfläche der Quadricepssehne nahe ihrer Ansatzstelle beschrieben worden ist.

An der Mittelzehe der Hinterpfote nimmt die Sehnenscheide nahezu die Mitte der basalen Phalanx in einer Länge von 0,569 mm ein und enthält 15 schmale, blattförmige, sehnige Rippen, welche an der plantaren Konvexität die Sehnenhülsenwand der ganzen Dicke nach durchsetzen. Die Zwischenräume werden bis an die innere Oberfläche von gut entwickelten, blasigen Zellen ausgefüllt.

Distal von der ihrer ganzen Länge nach fast gleichmäßig dicken und mit der Haut locker verbundenen Sehnenhülse — und zwar nur durch einen Zwischenraum von 156  $\mu$  getrennt — findet sich auch hier wieder ein sehniger Ring, der aber mit der Haut verwachsen, gleichsam in dieselbe eingesenkt ist, auf eine Länge von 0,4 mm und in seiner dünnen Wandung zahlreiche blasige Zellen enthält.

Die Länge des plantaren Sehnenbelages betrug 1,124 mm; sein feinerer Bau entspricht dem am Daumen beschriebenen.

**Vespertilio mystacinus.** — Am Flügeldauen betrügt die Länge der Sehnenhülse 0,6 mm, die Anzahl der Rippen, von denen besonders die proximale Schlußrippe stark ausgebildet ist, 17, so daß ihre Abstände im ganzen geringer sind als bei *V. Daubentonii*.

Die Länge des plantaren Sehnenbelages ist 0,875 mm. Von der Fläche betrachtet zeigt derselbe ebenfalls keine deutliche Felderung, sondern nur großblasige Zellen ziemlich nahe der Oberfläche, ähnlich wie bei *V. Daubentonii*.

<sup>1</sup> Arch. mikr. Anat. Bd. X. 1874. S. 416 u. f.

<sup>2</sup> Anat. Anz. Bd. XXIII. 1903. S. 477 u. f.

An der Mittelzehe des Fußes beträgt die Länge der Sehnenhülse 0,5 mm; dieselbe ist frei, d. h. nur mit dem Knochen verwachsen und so weit von der Basis des Grundgelenkes entfernt, daß sie etwa unter die Mitte der Grundphalanx zu liegen kommt. Nur 105  $\mu$  weiter distad folgt ein Sehnenring, der an seinem proximalen, etwas verdickten Rande mit der Haut verwachsen, sonst frei ist (im Gegensatz zu *V. Daubentonii*) und eine Länge (Höhe) von 210  $\mu$  besitzt. Die Länge des plantaren Sehnenbelags betrug etwa ebensoviel, wie am Daumen. Seine Dicke erreicht über 60  $\mu$  und beträgt so nahezu die Hälfte der Dicke der ganzen Sehne.

Im distalen Teile sind bereits einzelne zellfreie und proximalwärts gekrümmte Höcker durch Spalten deutlich getrennt; im proximalen Teile reichen die blasigen Zellen wieder bis nahe an die Oberfläche der Sehne. Im mittleren Übergangsteil (Fig. 14 *T*) sieht man im oberflächlichen Belag *ZL* wieder Zellreste in verschiedenen Stadien der Umwandlung zu Grundsubstanz (*a*, *b*); tiefer folgen wohlentwickelte, isolierte blasige Stützzellen *B*. Die Anzahl der blattförmigen, an ihrem freien Ende etwas verbreiterten Sperrschneiden (Fig. 14 *Sp*) betrug 14. Dieselben enthalten oft noch in ihren Kuppen, welche proximalwärts zahnartig vorspringen, Zellen und Reste von solchen eingeschlossen. Während diese zahnartigen Vorsprünge durch seichte oder auch tiefere Spalten (*sp*) von dem blasigen Zwischengewebe (*B*) getrennt sind, gehen sie distalwärts in das Niveau dieses Zwischengewebes über, dessen Zellen anscheinend weniger gut und deutlich entwickelt den blasigen Charakter zeigen, als bei *V. Daubentonii*.

**Vesperugo noctula.** An einem in ORTHS Gemisch (MÜLLERS Flüssigkeit und Formalin) fixiertem Daumen mißt die Sehnenhülse 1,116 mm in der Länge und beträgt die Anzahl der Sperrschneiden 14—15. Die Sehnenhülse erscheint in ihrem distalen Teile wieder stark verdickt und schärft sich proximad allmählich zu; sie erschien fast rein fibrös und enthielt nur ganz vereinzelte, blasige Zellen. Ihr proximales Ende wird von einem stark entwickelten Sehnenring umfaßt, der wie bei *V. murinus* (Fig. 1 *SR*) frei unter der Haut liegt. Der plantare Sehnenbelag hatte eine Länge von 2,16 mm und erreichte in der Mitte eine beträchtliche Dicke. Er besteht im distalen Teil aus fast ganz zellenlosen faden- bis zungenförmigen Höckern, deren Spitzen wieder proximad gekrümmt in einer Ebene liegen. Im proximalen Teile tritt unter dieser zelllosen Schicht eine solche von blasigen Zellen in mehrfachen Lagen auf. Einzelne dieser Zellen

besitzen deutliche und stark mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch färbbare Kapseln.

An der Außenzehe (*V*) betrug die Länge der Sehnenhülse 1,056 mm, die Zahl der Sperrschneiden 19. Proximalwärts endigt die Hülse nicht frei, sondern setzt sich in ein dünn- und glattwandiges, mit der Haut verwachsenes Rohr fort, während ihr distales, verdicktes Ende frei ist. 0,34 mm weiter distad von dem letzteren beginnt abermals ein dünner, mit der Haut verwachsener und nicht über das Niveau derselben sich erhebender Sehnenring von 0,27 mm sagittaler Länge, zwischen dessen Faserbündel einzelne blasige Zellen mit basophilen Kapseln eingestreut sind. Der plantare Sehnenbelag erreichte 1,92 mm in der Länge, während seine Dicke in der Mitte beiläufig  $\frac{1}{3}$  des gesamten dorsoventralen Sehnendurchmessers betrug. An der in Pikrinsublimat fixierten Mittelzehe eines andern Exemplars maß dieser Sehnenbelag 1,8 mm in der Länge und zeigte in seinen mittleren Partien ein Aussehen, wie es Fig. 15 *T* darstellt. Oberflächlich deutlich durch Spalten getrennte, kegel- bis zungenförmige, faserige Höcker mit proximal umgebogenen Spitzen (*H*). In vielen derselben sind noch verdämmernde Zellen (*a*, *b*) zu sehen, die um so veränderter erscheinen, je höher sie liegen. In der Tiefe folgt eine von zahlreichen, großen und gut entwickelten blasigen Zellen (*B*) durchsetzte Lage. An vielen derselben ist die Kapsel so dick und so stark gefärbt, daß sie wie in toto schwarzblau gefärbte Kugeln (*c*) erscheinen. Die Länge der Sehnenhülse betrug nur 0,696 mm, die Anzahl der Sperrschneiden 16—17. Sie erscheinen daher sehr eng gestellt (Fig. 15 *V*); ihre Form ist am sagittalen Längsschnitt eine verkehrt kegelförmige. Die zellfreien Rippen (*Sp*) ragen im aufgerichteten Zustande frei über die Oberfläche empor, während ihre Wurzeln meist von blasigen Zellen so durchsetzt erscheinen, daß sie nicht bis an die Oberfläche der Hülse zu verfolgen sind.

An der Insertion der Strecksehne, sowie dorsal vom Mittelgelenk, an welchen Stellen auch starke elastische Bänder inserieren, sind auffallend stark entwickelte, knorpelige Sesamknoten gelegen, während ventral solche vollkommen fehlen.

**Rhinolophus ferrum equinum.** Untersucht wurde eine Sagittalschnittserie durch die Mittelzehe des Fußes (Fixierung in ORTHS Gemisch) und der Flügeldaumen durch anatomische Präparation. Die isolierte Beugesehne des letzteren zeigt, von der plantaren Fläche betrachtet, einen knorpelartigen Belag von über 2 mm Länge; er be-

steht aus mehr rundlichen oder isodiametrisch polygonalen Feldern, die aber kein besonderes Relief bedingen, also auch flach sind.

Die Sehnenhülle besitzt, längs des ventralen Randes gemessen, eine Länge von 1,08 mm, verengt sich an der Basis der Grundphalanx ganz beträchtlich und geht noch über diese als glatte Sehnen-scheide hinweg.

Sie zeigt etwa 25 scharf ausgeprägte Sperrschneiden, welche im distalen Teile so eng stehen, daß die Zwischenräume der Breite jener selbst entsprechen; gegen die Basis der Phalanx rücken sie auseinander.

An der Mittelzehe erstreckt sich die Sehnenhülle längs der ganzen basalen Phalanx und mißt beiläufig 2,2 mm in der Länge. Dieses Verhalten kommt dadurch zustande, daß auch die bei den bisher besprochenen Formen getrennte kurze Sehnen-scheide am Grunde des Mittelgliedes (*SCH* in Fig. 2) mit der Sehnenhülle zu einem Ganzen verwachsen ist und an ihrer Innenfläche vorragende Wülste trägt, die wie schlecht ausgebildete Sperrschneiden aussehen. Dieses distale Ende ragt lippenartig frei vor, während die übrige Hülle fest mit der Haut verwachsen ist. Sie besitzt über 50 scharf-randige Sperrschneiden, welche diesen Namen wirklich verdienen. Ihre zelloosen zugeschärften Ränder (Fig. 16 *Z*) erscheinen am sagittalen Längsschnitt durch die Zehe wie Sägezähne, einer dicht am andern und wieder proximad geneigt. An ihrem distalen Abhange sind reichliche blasige Zellen (*B*<sup>1</sup>) eingelagert.

Der plantare Sehnenbelag besitzt die gleiche Länge wie die Sehnenhülle und zeigt ziemlich stark zerfaserte Höcker (Fig. 16 *ZL*), in deren basalen Teilen wieder blasige Zellen auftreten (*B*), welche auch noch zwischen den oberflächlichsten Sehnenbündeln *S* vereinzelte kurze Reihen bilden.

Die plantaren Sesamknoten fehlen oder sind rein bindegewebiger Natur, wie bei den übrigen Fledermäusen oder sogar, wie der am Mittelgelenk, von Fettzellen reichlich durchsetzt. Dagegen sind die dorsalen gut entwickelt und zeigt besonders der distalste ein eigentümliches Verhalten. Die Strecksehne inseriert teilweise am knöchernen Pfannenrand; dorsal von diesem, denselben gegen die Insertion nicht überragend, liegt unmittelbar an der Nagelwurzel ein rundlicher Knorpelkern, der durch deutliche territoriale Gliederung sich als echter hyaliner Knorpel erweist. Die plantare Fläche der Insertion erscheint aber auch auf eine kurze Strecke überknorpelt, indem eine dünne Schicht von Knorpelgewebe unmittelbar das Binde-

gewebe überzieht und die Gelenkpfanne vergrößern hilft; nur an der Stelle, wo die Sehnenfasern in den Knochen einstrahlen, ist dieser Knorpelüberzug unterbrochen.

Die große Hufeisennase besitzt nach dem Gesagten die am besten entwickelte Sperrvorrichtung unter den einheimischen Fledermäusen.

**Taphozous mediventris.** Der Flügeldaumen des Tieres wurde an einer Sagittalschnittserie, die Mittelzehe durch anatomische Präparation untersucht. Die Grundphalanx des Daumens trägt eine Sehnenhülse, deren vorderster Teil eine glatte Innenfläche zeigt und deren Länge 1,79 mm beträgt. Trotz dieser beträchtlichen Länge zähle ich an derselben nur 19 Sperrschneiden, die daher durch verhältnismäßig weite Zwischenräume getrennt sind. Diese Sperrschneiden besitzen am Durchschnitt (Fig. 20 *S*) eine ausgesprochen zahn- bis hakenförmige Gestalt; sie erheben sich im aufgerichteten Zustande von ihrer verbreiterten Basis bis zu 36  $\mu$  hoch, an ihrer proximalen Seite fast senkrecht, an ihrer distalen allmählich ansteigend. Sie bestehen fast ausschließlich aus fibrösem Gewebe, zwischen dessen Bündeln nur hier und da ein spaltförmiger Überrest einer Zelle zu sehen ist. Erst in der Tiefe treten, teils ebenfalls in Rückbildung begriffene (Fig. 20 *a*), teils große, wohlentwickelte blasige Zellen in geringer Zahl auf, besonders an der distalen Abflachung (*BZ*). Die Oberfläche der Schneiden wie des Zwischengewebes wird wieder von einer deutlichen Grenzhaut (*M*) überzogen. An der proximalen Wurzel der Sperrschneiden erscheint das derb fibröse Gewebe etwas gelockert (Fig. 20 bei *L*) und gestattet so die hier nötige Beweglichkeit, wenn die Sperrschneiden umgelegt werden.

Der plantare Sehnenbelag besitzt eine Länge von 1,9 mm und eine Höhe von 50  $\mu$ ; er ist dadurch ausgezeichnet, daß er aus am Durchschnitte zungenförmigen, fast bis an die Längsbündel der Sehne heran durch weite Spalten getrennten, ganz zellfreien, proximad gekrümmten fibrösen Höckern besteht (Fig. 19). Ihre schmalen Basen werden nur durch eine dünne, zellarme Zwischenlage (*V*) mit der Sehne verbunden, zwischen deren oberflächlichen Bündeln einzelne, schwach entwickelte, blasige Zellen (*B*) eingelagert erscheinen.

Diese auffallende Zellarmut des Sehnenbelages verleiht demselben ein eigentümlich derbes und festes Ansehen.

Hervorheben muß ich noch die merkwürdige Beschaffenheit des Knochengewebes, durch welche die Grundphalanx ausgezeichnet ist. Letztere besitzt nämlich bei einer mittleren Dicke von 0,4 mm nur

an ihren Gelenkenden je einen kleinen Markraum, während die ganze Diaphyse marklos ist und nur von einem Gefäßkanal von 25  $\mu$  Breite durchzogen wird.

Mittelzehe. Die tiefe Beugesehne zeigt eine deutliche mediane Raphe, von der aus die Sehnenbündel divergieren. Dorsal strahlen in die Sehne zwei elastische Bänder ein, wovon das distale hinter dem Gelenkköpfchen der mittleren Phalanx, das proximale hinter dem der Grundphalanx entspringt.

Wo das letztere in die Sehne einstrahlt, beginnt an der plantaren Fläche der Sehne mit zwei seitlichen Zipfeln, die sich in der Medianlinie bald vereinigen, ein eigentümlicher und deutlich gefellter Sehnenbelag. Er zeigt von der Fläche betrachtet (Fig. 17) unregelmäßige, teils rundliche, teils polygonale, oft auch zerklüftete, zellfreie Felder, die im allgemeinen in bogenförmigen Reihen angeordnet sind, wobei die Scheitel der nicht sehr regelmäßigen Bogen distad gerichtet erscheinen.

Die Länge dieses Belages beträgt, die seitlichen Zipfel im distalen Teil und eine kurze, zellreichere Übergangszone im proximalen eingerechnet, etwas über 2 mm.

Die Sehnenhülle ist mit der Grundphalanx ihrer ganzen Länge nach verwachsen, so daß sie von Gelenkspalt zu Gelenkspalt reicht. Sie ist im distalen Teile weiter (0,63 mm im optischen Querschnitt, an der mit dem Knochen frei präparierten Scheide gemessen) und verengt sich, entsprechend der Verdünnung der Sehne im proximalen ganz beträchtlich (bis auf 0,28 mm).

Diese Sehnenhülle trägt an ihrer Innenfläche wieder deutlich hervortretende Sperrschneiden, 38 an der Zahl, welche aber erst in einer gewissen Entfernung vom distalen, rein häutigen Ende der Scheide beginnen.

Von der Fläche gesehen (Fig. 18) stellen sie dunkelrandige, proximad gekrümmte Bogen dar (*R* u. *Sp*), welche von verschiedenen breiten Zwischenräumen (*ZW*) getrennt werden. Diese Zwischenräume entsprechen im distalen Teile etwa der Breite der Sperrschneiden (17,5—26  $\mu$ ), während sie im proximalen Teile immer weiter werden, bis 52  $\mu$  erreichen können.

**Rhinopoma microphyllum.** Untersucht wurden der in Sublimat fixierte Flügeldauen an einer Sagittalschnittserie und die Mittelzehe.

An ersterem beträgt die Länge der Sehnenhülle 1,764 mm, die Anzahl der Sperrschneiden 28—30; dieselben verhalten sich ähnlich wie bei *Taphoxous*. Die Länge des plantaren Sehnenbelages beträgt

2,8 mm, seine Höhe im Durchschnitt 36  $\mu$ . Der feinere Bau desselben soll später genauer beschrieben werden.

An der Mittelzehe reicht die Sehnenscheide vom Mittelgelenk bis über das Grundgelenk; sie besitzt demnach beiläufig die Länge der Grundphalanx, etwa 3,25 mm. Davon entfallen am distalen Ende 0,54 mm auf ein glattes, dünnhäutiges Stück, etwa 2,08 mm auf den mittleren Rippen- oder Sperrschneiden-tragenden Abschnitt und der Rest auf das wieder glatte, enge Rohr, welches über das Metacarpophalangealgelenk zieht.

Die ganze Sehnenscheide zeigt, im Profil gesehen, eine starke und zum Teil von jener der knöchernen Phalanx unabhängige Krümmung mit dorsad gerichteter Konvexität, welche dadurch zustande kommt, daß der distale Querdurchmesser der Sehnenscheide wieder bedeutend größer ist als der proximale; jener beträgt an der im Zusammenhang mit dem Knochen isolierten Hülse im Profil gemessen 0,54 mm, dieser nur mehr 0,117 mm. Diese Krümmung kann für die Einklemmung oder Reibung der Beugesehne nicht ohne Bedeutung sein, wie aus dem Schema in Fig. 38 ersichtlich ist.

Die Sperrschneiden sind schon an der Außenfläche der Sehnenscheide, besonders in ihrem proximalen Abschnitt, als etwa 20  $\mu$  breite, glänzende, zellenlose, nur von kurzen Spalten durchsetzte Bänder sichtbar, welche im distalen Teile fast verschmelzen, während ihre Zwischenräume gegen das Grundgelenk hin immer mehr zunehmen. Ich zähle deren 48. An ihrem distalen Rande sind blasige Zellen sichtbar, während der proximale vollkommen zellfrei, scharf und glatt erscheint. Der plantare Sehnensbelag mißt 2,38 mm und beginnt beiläufig an der Stelle, wo auf der dorsalen Fläche das zweite (proximale) elastische Band einstrahlt.

Während dem Gesagten nach bei *Rhinopoma* der feinere Bau der Sehnenscheide sich eng an die Verhältnisse bei *Taphoxenus* anschließt, bietet der plantare Sehnensbelag ein ganz anderes und deshalb bemerkenswertes Verhalten, weil es auf den ersten Blick die größte Ähnlichkeit mit dem bei gewissen Vögeln beschriebenen zeigt.

Betrachtet man den Sehnensbelag an der isolierten unversehrten Sehne von der Fläche, so sieht man bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 21) ein zierliches, schuppenpanzerähnliches Relief, das auf den ersten Blick sehr an das beim Sperling beschriebene erinnert: halbkugelartige oder elliptische, stark lichtbrechende Vorwölbungen (organes cephaloides, RANVIER), welche nach einer Seite hin sich schuppenartig oder dachziegelartig überdecken und eine gewisse

Reihenanzordnung erkennen lassen. Fast jeder der Höcker zeigt in der Mitte einen dunkleren Fleck, welcher einer Zelle oder dem Rest einer solchen entspricht.

Bei näherem Vergleich mit den beim Sperling geschilderten Verhältnissen (vgl. Fig. 4, Taf. XXVI, l. c.) ergeben sich jedoch einige wesentliche Unterschiede. Abgesehen davon, daß die schuppenähnlichen Höckerchen bei *Rhinopoma* kleiner und unregelmäßiger sind, indem oft ganz kleine oder lange, aber schmale zwischen große und breite eingeschaltet sind, ist die Neigung derselben eine entgegengesetzte, indem ihre freien, vorgewölbten Ränder nicht distad, wie beim Sperling, sondern proximad, wie bei den bisher besprochenen Fledermäusen gerichtet sind. Nahe der Medianlinie der Sehne (Fig. 21 M) fällt die Längsachse der Höckerchen mit jener der Sehne zusammen; gegen die Ränder der Sehne stellen sie sich in distad offenen Bogen oder unregelmäßige Reihen, also ebenfalls verkehrt, wie beim Sperling.

Die entgegengesetzte Neigung der Höcker ist natürlich auch am sagittalen Längsschnitt ersichtlich (Fig. 22 und 23). Hier kann man auch zwischen Höckern, die in ihrer Form ganz denen des Sperlings entsprechen (Fig. 23 H), schmale, zungenförmige, anscheinend zellenlose (H') eingeschaltet finden.

Bei Durchsicht längerer Strecken sieht man auch stets, daß über die Reihe der gewöhnlichen Höcker einzelne sich langgestielt emporheben (Fig. 22 H') und wie winzige Polypen in den Hohlraum der Sehnenscheide hineinragen, eine Erscheinung, die von RANVIER auch bei Vögeln hervorgehoben wurde.

Die Substanz der Höcker ist ungemein derb und fest und umschließt in einer engen Höhle einen, manchmal auch zwei Zellkerne (Fig. 23 H), um welche nur ein ganz schmaler Protoplasmasaum zu sehen ist. Vielfach zeigen diese Zellen, ganz ähnlich wie beim Sperling, mannigfache Rückbildungserscheinungen.

Betrachtet man an der intakten Sehne den Übergang dieses Sehnenbelages in die glatte Sehnenoberfläche, so sieht man ebenfalls ähnliche Bilder, wie ich sie beim Sperling beschrieben habe; die Zellen in den Höckern nehmen an Größe zu, wodurch die Substanz der Höcker immer mehr auf einen schmalen, glänzenden Hof, endlich nur auf eine Kapsel um den Zellleib verdrängt wird. Diese Kapseln schließen sich dicht aneinander und zeigen sich oft noch durch eine spärliche intercapsuläre Substanz getrennt, so daß ein vollkommen knorpelähnliches Bild entsteht.



**Pteropus.** Von diesem Makrochiropteren konnte ich einen Daumen der vorderen Extremität, der in schwachem Alkohol konserviert war, untersuchen. Derselbe maß von der Basis bis zur frei hervortretenden Krallen 43 mm. Bei vorsichtiger Entfernung der Haut, wurde unter derselben die Beugesehne sichtbar, welche in der basalen Hälfte in einer Sehnenhülle verläuft, dann aber, etwa 20 mm von der Basis gegen die Krallen aus der Hülle frei heraustritt und eine etwas stärker abgerundete Form annimmt.

Führt man mit dem Skalpellsrücken über die ventrale Fläche der frei gelegten Sehne, so fühlt man eine Rauigkeit, die wieder von einem eigentümlichen, knorpelhaften Belag hervorgerufen wird. Betrachtet man denselben mit der Lupe, so sieht man quere, bogenförmige Wülstchen über die Oberfläche vorragen; dieses Bild entsteht durch den Abdruck der bogenförmigen Rippen, welche die Sehnenhülle bei Lupenbetrachtung in ziemlich gleichmäßigen Abständen erkennen läßt, d. h. jedes Wülstchen entspricht einer Erhebung zwischen den Eindrücken zweier benachbarter Rippen. Die Anzahl dieser rippenförmigen Bogen beträgt beiläufig 35, ihre Scheitel sind wieder distad gerichtet.

Untersucht man die Sehne mikroskopisch von der Fläche und an Schnitten, so findet man ihre plantare Oberfläche von einem pflasterähnlichen, etwa 52—86  $\mu$  dicken und ungemein derben Überzug bedeckt (Fig. 25 T). Von der Fläche gesehen, stellt er rundliche oder polygonale Felder von bedeutender Größe dar (Fig. 24), die aber nicht über die Oberfläche vorragen und dieser daher kein Relief verleihen, sondern ähnlich, wie ich dies vom Bussard beschrieben habe<sup>1</sup>, eine — abgesehen von den Eindrücken der Sperrschneiden — glatte, ebene Oberfläche bilden. Die größten Felder besitzen einen Durchmesser von über 100  $\mu$ ; an länglichen maß ich  $117 \times 94 \mu$ , während die kleinsten auf 28—25  $\mu$  heruntergehen.

Jedes dieser Felder umschließt eine je nach seiner Größe wechselnde, aber stets beträchtliche Anzahl von Kernen, welche teils kleinen blasigen Zellen angehören, teils kaum mehr einen Zellkörper erkennen lassen. Diese Zellen sind in eine feinfaserige Masse eingelagert und lassen eine oberflächliche Zone der Felder frei.

Zwischen diese letzteren senken sich Spalten ein, welche, wie der sagittale Längsschnitt (Fig. 25 T) lehrt, höckerförmige Gebilde begrenzen, die wieder proximad geneigt sind, eine Erscheinung, die,

<sup>1</sup> Diese Zeitschrift. LXXIII. Bd. 1903. S. 408.

im Gegensatz zum Verhalten bei den Baumvögeln, schon beim Bussard angedeutet ist.

Die Form und der feinere Bau der Höcker ist ebenfalls ähnlich dem beim Raubvogelfuß beschriebenen. Die Höcker sitzen dem faserigen Sehngewebe auf, indem ihre Fibrillen unmittelbar in die des letzteren übergehen. Daher haften sie auch ungemein fest und können selbst nach länger dauernder Maceration in Wasser nur durch energisches Schaben mit dem Skalpell teilweise losgelöst werden.

Ebenso auffallend ist die Übereinstimmung im feineren Bau der Sehnhöhle mit dem der Sehnscheide vom Bussard, so daß man fast die Beschreibung der letzteren<sup>1</sup> auf die erstere übertragen kann.

Fig. 25 *V* stellt einen sagittalen Längsschnitt durch einen Teil dieser Sehnhöhle von *Pteropus* dar; vergleicht man dieselbe mit Fig. 27 *V* der zitierten Abhandlung, welche die Sehnscheide von *Buteo* wiedergibt, so wird man sich leicht von der auffallenden Übereinstimmung beider überzeugen. Diese Übereinstimmung gestattet auch einen Schluß auf das Aussehen der Sehnhöhle, während des Hängens des Tieres. Da die in Fig. 25 dargestellte Sehnhöhle einem als Ganzes konservierten Daumen entnommen ist, erscheinen die »Sperrschneiden« selbstverständlich flach niedergelegt; die zellfreie, abgerundete Kuppe *Z* schmiegt sich, durch den Spalt *Sp* getrennt, in eine Nische an der aus lamellärem, zellreichem Gewebe *L* gebildeten Basis der proximalen Sperrschneide. Im aufgestellten Zustande, während des Hängens oder wenn man am frischen Daumen die Sehne in distaler Richtung aus der Höhle gezogen und dann fixiert hat, wie ich es bei *Buteo* getan habe (l. c. S. 407), werden auch bei *Pteropus* die Sperrschneiden hohe Blätter darstellen, die senkrecht auf der bindegewebigen Unterlage *B* stehen und durch weite Zwischenräume getrennt werden, ganz wie ich es von *Buteo* (l. c. Fig. 28) dargestellt habe.

Die Sperrvorrichtung bei *Pteropus* als Ganzes stimmt also morphologisch wie histologisch auffallend mit der des Raubvogelfußes überein, demnach muß in beiden Fällen auch die Wirkungsweise dieselbe sein. Während beim auffliegenden Raubvogel die blattartigen Sperrschneiden durch den Zug der von den Krallen gefaßten Beute entfaltet werden und dann zwischen die Sehnhöcker eingreifen, geschieht dies bei *Pteropus* durch den Zug des eignen Körpergewichtes, wenn das Tier kopfabwärts an einem Aste sich festhängt.

<sup>1</sup> Diese Zeitschrift. LXXIII. Bd. 1903. S. 406 u. f.

Am Schlusse dieses Abschnittes seien die gewonnenen Zahlen über die Länge des plantaren Sehnenbelages und der Sehnenhülsen, sowie die Zahl der Sperrschneiden übersichtlich zusammengestellt. Noch deutlicher, als diese wenigen untersuchten Fälle würde eine Massenuntersuchung an einer oder der andern Species zeigen, daß diese Zahlen große individuelle Schwankungen aufweisen; auf Grund eines zahlreichen Materials wären aber wahrscheinlich auch festere Anhaltspunkte für die Beurteilung der maßgebenden Ursachen dieser Schwankungen zu gewinnen und könnte so das Nebensächliche vom Arteigenen gesondert werden.

Ort und Objekt (D = Daumen, M = Mittelzehe)	Länge des plantaren Sehnen- belages   der Sehnen- hülse in Millimetern		Zahl der Sperr- schneiden	Anmerkung
<i>Vespertilio murinus</i> , D	1,8—1,9	1,58	27—28	Im Beginn des Winterschlafes getötet (♂ ?)
» » »	2,4	1,00	15	Nach dem Winterschlaf getötet ♀.
» » M	1,9	1,2	26—28	
<i>V. Daubentonii</i> , D	1,05	0,76	16	
» » M	1,124	0,569	15	
<i>V. mystacinus</i> , D	0,875	0,6	17	
» » M	0,87	1,5	14	
<i>Vesperugo noctula</i> , D	2,16	1,116	14—15	
» » M	1,8	0,696	16—17	
» » V. Zehe	1,92	1,056	19	
<i>Rhinolophus ferr. equ.</i> , D	2,01	1,08	25	
» » » M	2,2	2,2	50—52	
<i>Taphozous mediventris</i> , D	1,9	1,79	19	
» » M	2	2,2	36	
<i>Rhinopoma microphyllum</i> , D	2,8	1,764	28—30	
» » M	2,38	2,08	48	
<i>Pteropus</i> , D		etwa 20	35	

## II. *Sciurus*, *Myoxus*, *Trichosurus* und *Bradypus*.

Wie ich schon an andrer Stelle<sup>1</sup> erwähnte, habe ich weiter auch die Zehen vom Eichhörnchen und Siebenschläfer untersucht. Besonders das erstere läßt sich leicht beim Klettern, Springen und Sitzen auf den Hinterbeinen beobachten; bei dieser Beobachtung drängt sich einem unwillkürlich die Vermutung auf, daß auch diese Tiere besondere mechanische Einrichtungen an ihren Zehen besitzen müssen, welche die verblüffende Griffsicherheit und Unermüdlichkeit derselben ermöglichen.

Die anatomisch-histologische Untersuchung der Zehen ergibt in der Tat recht bemerkenswerte Einrichtungen, die zwar im allgemeinen Anklänge an die bei Vögeln und Fledermäusen beschriebenen erkennen lassen, im einzelnen jedoch vollkommen verschieden sind.

Der Einfachheit wegen gehe ich zunächst wieder von der Schilderung eines sagittalen Längsschnittes durch die gestreckte Zehe (Mittelzehe des Vorderfußes) von *Sciurus vulgaris* aus (Fig. 39).

Die Sehne des *M. flexor profundus* (*PS*) inseriert sich, das Gelenkköpfchen der vorletzten Phalanx im Bogen umgreifend, nahezu dorsal an der Endphalanx (bei *I*), welche in der Ruhelage, d. h. stets beim getöteten Tier, so stark dorsal flektiert ist, daß die Achsen der zwei letzten Phalangen senkrecht zueinander stehen.

Diese Dorsalflexion wird wieder durch ein starkes elastisches Band automatisch erhalten, welches nahe dem Pfannenende der Mittelpalanx (*II*) mit dünnen Faserzügen entspringend, sich mit einer bauchförmigen Verdickung (*DE*) an den dorsalen und proximalen Rand des Krallengliedes, an der Basis der Kralle (*K*) ansetzt. Dieser Rand erscheint lippenförmig verlängert, was dadurch zustande kommt, daß hier der bei vielen Tieren (vgl. die Fledermaus, Fig. 1 und 2 *SDE*) in die Strecksehne eingelagerte Sesamknoten verknöchert und mit dem Rand des Endgliedes verschmolzen ist. An diesen Sesamknoten erinnern nur noch verstreute, blasige Zellen, welche in der Nähe des Knochenrandes sich finden (*SDE*).

Der Ansatzpunkt der Beugesehne (*I*) ist, wie bei den Vögeln, weit vom Drehpunkt des Gelenkes entfernt. Beim Zufassen mit den Krallen muß die Endphalanx einen Weg von fast 180° beschreiben und dem entsprechend die Beugesehne eine große Verschiebung gegen die Fußwurzel hin erfahren; ebenso weit muß die Verschiebung der Sehne distad beim Zurückkehren in die Ruhelage sein. Diese letztere Vorbewegung der Sehne wird wieder automatisch durch ein ventrales,

<sup>1</sup> Anat. Anz. Bd. XXIII. 1904. S. 478.

elastisches Rand (*VE*) bewirkt, welches knapp am Gelenkkopf von der Mittelphalanx und dem proximalen Rand der Gelenkkapsel entspringend nach hinten zieht und in ziemlicher Ausdehnung in die dorsale Fläche der Beugesehne einstrahlt.

Wie bei den Vögeln und Fledermäusen sind diese zwei elastischen Bänder, das dorsale und ventrale in dem Sinne Synergisten, daß sie beide die Ruhelage des Krallengliedes, d. h. seine dorsal flektierte Stellung zu erhalten trachten. Die Funktion des ventralen Bandes ist es außerdem, die bei der Beugung zurückgezogene Sehne des *M. flexor profundus* bei der Streckung vorzuziehen.

In der Umgebung dieses elastischen Bandes finden sich auch hier, ähnlich wie bei den Fledermäusen, *VATER-PACINISCHE* Körperchen in größerer Zahl.

Die Insertion der Sehne erfolgt wieder in der Weise, daß die Sehnenbündel als *SHARPEYSche* Fasern in den Knochen einstrahlen, die Zellen zwischen ihnen eine Umwandlung in blasige Elemente erfahren und die Bündel selbst knapp vor dem Eintritt verkalken.

Knapp hinter der Insertionsstelle zeigt die Sehne an ihrer dorsalen Fläche ein ziemlich stark vorspringendes Sesamknötchen (*S*<sup>1</sup>), in welches Sehnenbündel einstrahlen und sich in verschiedenen Richtungen durchflechten. Zwischen den Faserbündeln finden sich zahlreiche Zellen, die in einem Falle vorwiegend Druckformen besaßen und Fetttröpfchen eingeschlossen enthielten. In einem andern waren sie fast durchwegs in blasige mit deutlicher Kapsel versehene Stützzellen umgewandelt, welche sich durch geringe Entwicklung des Plasmaleibes von den an andern Stellen der Sehne vorkommenden unterscheiden. Ihre Kerne sind kugelig und messen 5—8  $\mu$ , oder oval mit Durchmessern, die in denselben Grenzen schwanken. Die Zellen selbst samt den Kapseln messen 7—11  $\mu$  in der Breite, bis 15  $\mu$  in der Länge.

Während die Beugesehne an ihrem distalen Ende eine Dicke, d. h. einen dorso-plantaren Durchmesser am Sagittalschnitt gemessen von 0,3 mm, am proximalen Ende, d. h. in der Gegend des Metacarpophalangealgelenkes einen solchen von 0,37 mm besitzt, erfährt sie in der Mitte eine Verdickung auf über 1 mm in dorso-plantarer Richtung durch eine reichliche Einlagerung von großen, blasigen Stützzellen. Dieselben bilden eigentlich zwei, etwa je 4 mm lange, flache sesamoide Auflagerungen, eine dorsale, unter der Diaphyse der Mittelphalanx gelegene (*S*<sup>2</sup>) und eine ventrale, mehr proximal, etwa in der Projektion des Interphalangealgelenkes gelegene (*S*<sup>3</sup>).

Die erstere beginnt, ganz ähnlich wie ich dies bei gewissen Vögeln beschrieben habe, proximalwärts von der Einstrahlung des ventralen elastischen Bandes in die dorsale Fläche der Sehne und dient offenbar unter anderm wieder dazu, die Sehne an dieser Stelle in eine festere, unnachgiebige Platte zu verwandeln und so den Zug des elastischen Bandes auf eine größere Fläche gleichmäßig zu verteilen.

Hier kann man auch elastische Fäserchen weit zwischen die blasigen Elemente eindringen und einen Teil der Zwischensubstanz bilden sehen. Etwas Ähnliches habe ich schon im blasigen Stützgewebe der *Myxine* beschrieben und auch an andern Stellen, z. B. in den Sesamknoten von *Ptyodactylus* gesehen, was insofern von Interesse ist, als nach RENAUT<sup>1</sup> elastisches Gewebe sich an der Bildung der Grundlage des blasigen Stützgewebes nicht beteiligen soll.

Die Auflagerung an der plantaren Fläche der Sehne ( $S^3$ ) ist noch etwas dicker (0,44 mm) und besteht, wie die an der dorsalen aus nach allen Richtungen sich durchflechtenden Sehnenbündeln, welche zwischen sich teils rein blasige, teils mehr oder minder stark fetthaltige solche Zellen einschließen. Diese erreichen hier eine beträchtliche Größe ( $23 \times 17 \mu$ ) und schließen mit ihren Kapseln vielfach bis zur Verschmelzung derselben aneinander (Fig. 31 k). Das kaum färbbare Protoplasma erfüllt auch an Formalinpräparaten ungeschrumpft die Kapsel und zeigt nur da und dort vacuolenförmige, hellere rundliche Lücken, die vielleicht von extrahierten Fetttropfen herrühren.

Zwischen den beiden Knoten ziehen die groben Bündel der Sehne in einem ununterbrochenen Zuge durch; die Zellen zwischen ihnen sind vielfach in schöne Reihen blasiger Elemente umgewandelt, die sich beim Zerzupfen als zusammenhängende Zellsäulen isolieren lassen, ganz so, wie dies RENAUT<sup>2</sup> von den Vogelsehnen angegeben hat.

Verfolgt man die Sehne weiter proximalwärts, so nimmt sie nach dieser eigentümlichen Verdickung auf eine kurze Strecke das gewöhnliche Aussehen an; entsprechend der proximalen Hälfte der Grundphalanx tritt aber dorsal an der Oberfläche der Sehne abermals ein fast 4 mm langer, etwa 0,18 mm hoher Belag von blasigem Stützgewebe auf ( $S^4$ ), welcher über die beiden Seitenflächen bis an die plantaren Seitenränder der Sehne vorgreift ( $s^4$ ).

<sup>1</sup> Traité d'histologie pratique. T. I. p. 351.

<sup>2</sup> Arch. de Physiol. T. IV. 1872. p. 278.

Dieser Sehnenabschnitt wird bei der Beugung der Zehe von der an ihrer Innenfläche ebenfalls mit reichlichen blasigen Stützzellen ausgekleideten Sehne des *M. flexor perforans et perforatus* (*PPS* und *SP*) aufgenommen.

Betrachtet man nun die Flächen, über welche die so gestaltete Sehne bei Beugung und Streckung zu gleiten hat, so finden wir zunächst unmittelbar proximalwärts von ihrer dorsalen, sesamoiden Verdickung dort, wo sie über die Gelenkkapsel des terminalen Gelenkes gleitet, in letztere einen Sesamknochen eingelagert (*SVE*), der am sagittalen Durchschnitt eine dreieckige Gestalt besitzt. Mit seiner etwas ausgehöhlten, überknorpelten Grundfläche hilft er die Gelenkpfanne des Krallengliedes vertiefen und vergrößern, sein Scheitel springt plantarwärts keilförmig gegen die Beugesehne vor; gegen seine vordere, d. h. distale Fläche stemmt sich gleichsam das Sesamknötchen *S<sup>1</sup>* der Sehne.

Bei der Beugung des Krallengliedes muß dieses Sesamknötchen auf den Keilrücken des Sesamknöchelchens *SVE* drücken und das letztere über den Gelenkkopf plantarwärts vorschieben.

An der plantaren Fläche des nächsten Interphalangealgelenkes, zwischen Mittel- und Grundphalanx springt abermals ein am sagittalen Längsschnitt dreieckiger Sesamknoten vor (Fig. 39 *SVM*). Derselbe ist jedoch nur fibro-vesiculöser Natur, indem er wesentlich aus einer Verdickung des Ansatzes der Sehne des *M. perforans et perforatus* (*PPS*) an die Basis der Phalanx II besteht. Die genannte Sehne besitzt besonders an ihrer ventralen Fläche eine mächtige Auflagerung in Gestalt eines querliegenden Keiles, dessen Schneide gegen den Rücken der tiefen Fingerbeugesehne vorspringt.

Dicht und nach allen Richtungen verflochtene Faserbündel, zwischen denen zahlreiche, besonders gegen den proximalen Rand des Keiles mit ihren Kapseln dicht aneinander gerückte, blasige Stützzellen eingelagert sind, bilden diesen plantarwärts stark vorspringenden Knoten. Bis hierher ist die Sehne in keiner besonderen Scheide, sondern direkt unter der Haut gelegen. Nun tritt sie jedoch in einen sehnigen Ring, der ähnlich, wie die Sehnenhülse bei den Fledermäusen, aus dem Knochen der Grundphalanx entspringt; die Art und Weise dieses Ursprungs soll im nächsten Abschnitt an einem andern Objekt näher besprochen werden.

Am sagittalen Längsschnitt bietet er das Bild eines platten, in der Mitte etwas verdickten (0,2 mm), gegen die Enden, d. i. den

proximalen und distalen Rand zugeschärften und etwa 1,5 mm langen Sehnenquerschnittes (*SR*).

Er besteht aus parallel gelagerten Sehnenbündelchen, welche aus dem Knochen der Grundphalanx knapp hinter dem Gelenkkopf an einer plantaren und seitlichen Knochenleiste entspringen und in stark proximad geneigten Bogen die Beugesehnen umfassend zur andern Seite ziehen, um sich hier wieder in den Knochen einzusenken.

Dieser zugfeste Sehnenring besitzt an seiner Innenfläche, zwischen die Faserbündel eingelagert, spärliche blasige Stützzellen, wodurch er auch eine gewisse Formbeständigkeit und Druckelastizität erhält.

Er stellt zusammen mit der ebenfalls druckelastischen Verdickung der Beugesehne die wirksame automatische Hemmungs Vorrichtung bei der Beugung der Zehen dar.

Bei dieser Beugung rückt zunächst der Sesamknoten an der plantaren Fläche des Mittelgelenkes tiefer und verengt den Eingang in den Sehnenring; in diese Zwinge wird die verdickte Sehne eingeklemmt und so die Griff-Beugestellung der Zehe durch den Gegendruck der Unterlage automatisch erhalten.

Eine ähnliche Klemmvorrichtung stellt noch weiter proximad, an der Basis der Grundphalanx, der röhrenförmige Ansatz der Sehne des durchbohrten Beugers dar (*FP* und *SVG*), welcher Ansatz ebenfalls aus circulären Faserbündeln besteht, die in den Knochen und zwar teils in die Basis der Grundphalanx, teils in den Hals des Gelenkkopfes des Mittelfußknochens einstrahlen.

Diese fibröse, das Metacarpo- oder Metatarsophalangealgelenk an seiner plantaren Fläche überbrückende Röhre wird von einem mächtigen Sesamknoten der Sehne des Flexor perforans et perforatus (*SP*) eingenommen, durch den dann die lange Beugesehne gesteckt erscheint. Dieser durchbohrte Sesamknoten besitzt der Sehne zugewendet hohe Kissen blasigen Stützgewebes, welches hier in einer Reinheit entwickelt ist, wie man es sonst nur bei niederen Tieren zu sehen gewohnt ist.

Die Fig. 32, welche eine Partie dieses Gewebes darstellt, könnte ebensogut dem bekannten Sesamknoten der Achillessehne des Frosches entnommen sein, mit der einzigen Ausnahme, daß die spärlichen Bindegewebsbündel *B*, welche die geschlossenen Massen der großen, blasigen Zellen durchziehen, hier und da noch eigne Kerne besitzen (*BK*); diese sind durch ihre dunklere Färbung und längliche Gestalt von den kugeligen, blasseren Kernen der blasigen Zellen verschieden.



Solche Bindegewebskerne fehlen bekanntlich beim Frosch, sind dagegen im blasigen Stützgewebe von *Myxine* vorhanden.

Wie bei diesen beiden tiefstehenden Wirbeltieren erscheinen jedoch auch bei *Sciurus* in den erwähnten metacarpo- oder metatarso-phalangealen Sesamknoten die Bindegewebsbündel durch größere, zusammenhängende Gruppen der großen blasigen Zellen auseinandergedrängt, in welchen Gruppen dann die spärliche Interzellulärsubstanz ausschließlich von den zu einem einheitlichen, dünnwandigen Wabenwerk verschmolzenen Kapseln (Fig. 32 K) gebildet wird.

Diese Kapseln färben sich an Formalinmaterial mit maximal verdünnter Thioninlösung metachromatisch rot.

Ein andres Extrem von blasigem Stützgewebe findet man bei *Sciurus* an jenen Stellen, wo Faserbündel in den Knochen oder Knorpel einstrahlen und spärliche, stets vereinzelte Zellen zwischen den sehnigen Bündeln die Umwandlung in blasige, mit einer deutlichen Kapsel umgebene Elemente zeigen (Fig. 33). Besonders an letzteren Stellen zeigen die Zellen wieder Übergänge zu echten Knorpelzellen; sie sind bedeutend kleiner, als die vollentwickelten blasigen Zellen, besitzen aber größere Kerne als diese und an Stelle des glasigen Zellkörpers ein dichteres Protoplasma. Die dem Knorpel zunächst gelegenen Zellen können auch schon, außer ihrer Kapsel (Fig. 33 K) einen breiteren Zellhof (H) um sich erzeugen. Der Mangel jeglicher Retractionerscheinungen unterscheidet sie jedoch noch von echten Knorpelzellen. Diese beiden Extreme müssen auch histogenetisch auseinandergehalten werden, indem, wie ich an einem Eichhörnchenembryo von 4 cm Länge sehe, die vorwiegend aus Zellen bestehenden Auflagerungen blasigen Stützgewebes schon frühzeitig eine eigne, embryonale Anlage besitzen, während verstreute und vereinzelte blasige Zellen auch in den gewöhnlichen dichtzelligen Sehnenanlagen entstehen können.

Zwischen diesen beiden Extremen finden sich aber auch alle Übergänge, wie am besten der geschilderte Bau der tiefen Beuge-sehne an den Zehen von *Sciurus* ergibt.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zur Betrachtung der mechanischen Bedeutung der Hemmungseinrichtung an den Zehen von *Sciurus* zurück, so sehen wir, daß die bewegliche Sehne mit den »starren« Sehnenringen das kinematische Elementenpaar darstellen, daß wir also nach der maßgebenden Namengebung von REULEAUX<sup>1</sup> ein Trackgesperre vor uns haben. Während jedoch bei

<sup>1</sup> Lehrbuch der Kinematik. Braunschweig 1900.

den Vögeln und den meisten Fledermäusen das »starre« Element, die Sehnenhülse mit Sperrschneiden, das laufende, die plantare Sehnenoberfläche mit Zähnelungen versehen sind und so ein typisches laufendes Zahngesperre zustande kommt, das die Gleitung nach einer Richtung verhindern kann, fehlen beim Eichhörnchen solche Oberflächendifferenzierungen und tritt an Stelle der Verzahnung die »Klemmung«. An derselben nimmt außer dem Sehnenring auch der dorsal gelegene Sesamknoten des Mittelgelenkes teil. Das Gesperre wird also zu einer Art von Klemmgesperre, bei dem allerdings auch die Reibung eine große Rolle spielt, so daß man die ganze Einrichtung vielleicht als Klemm-Reibungsgesperre bezeichnen könnte.

Übergangsweise finden sich solche Einrichtungen, wie erwähnt, schon bei gewissen Fledermäusen angedeutet.

Beim Eichhörnchen fand ich aber noch eine mechanisch wie histologisch höchst eigentümliche Einrichtung an den Gelenken der Zehen, die mit der Sperrung der Griffbeugstellung nichts zu tun haben kann, sondern eine andre biologische Bedeutung besitzen muß. Bei den Tieren mit gut ausgebildeten Interphalangealgelenken (Säugetieren, Sauropsiden; über die Amphibien vergleiche meine Mitteilung im Centralbl. f. Physiol. 14. März 1903) ist man gewohnt, die gleitenden Oberflächen an Kopf und Pfanne vollkommen glatt zu sehen, wie es ja ihrer Funktion entspricht. Diese Glätte wird vielfach noch durch eine eigne Gelenkschmiere erhöht.]

Histologisch besteht dieser Gelenkknorpel in seinen oberflächlichen Lagen gewöhnlich aus der Gelenkfläche parallel gelagerten Lamellen- oder Fibrillenzügen, welche erst in der Tiefe in vorwiegend senkrecht oder radiär zur Oberfläche gestellte übergehen. Die Zellen dieser oberflächlichen Lagen erscheinen in der Regel stark abgeplattet, so daß ihre langen Durchmesser in Ebenen parallel zur Oberfläche liegen und erst in den tieferen Lagen treten rundliche Zellen und Zellgruppen auf, die dann auch deutliche Zellkapseln und -höfe aufweisen<sup>1</sup>.

Ein ganz andres Verhalten zeigt der Interphalangeal- und Metatarsophalangealknorpel von *Sciurus*.

An senkrechten Durchschnitten (Fig. 26) läßt derselbe zwei scharf getrennte, bald beiläufig gleich, bald ungleich hohe Lagen erkennen: eine dem Knochen unmittelbar aufsitzende, tiefere (*FK*), welche am ungefärbten, in Wasser oder Alkohol untersuchten Schnitt

<sup>1</sup> Man vgl. darüber HAMMAR, Arch. mikr. Anat. Bd. XLIII. 1894. S. 813.

eine ungemein deutliche, aber auch am gefärbten Lackpräparat noch wahrnehmbare, feinstreifige Struktur erkennen läßt; die Fibrillen verlaufen parallel der langen Achse des Knochens, stehen also senkrecht oder radiär zur Gelenkoberfläche. In dieser fibrillären Grundsubstanz sind rundliche Zellen eingeschlossen, die nur durch eine schmale, deutliche Kapsel von der fibrillären Masse abgegrenzt erscheinen und sich dadurch als echte Knorpelzellen erweisen, daß sie an den Formolpräparaten sämtlich geschrumpft und von der Kapselwand losgelöst sind. Diese Zone, welche durch den Mangel einer nennenswerten Färbbarkeit mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch einen faserknorpelähnlichen Eindruck macht, setzt sich mittels eines scharfen, leicht buchtigen bis zackigen Randes von der oberflächlichen Zone, *HK*, ab.

Diese ist durch bis an die Oberfläche reichende rundliche Zellen ausgezeichnet, welche trotz der Formolfixierung ihre stark basophilen Kapseln vollkommen ungeschrumpft ausfüllen und mit ihren bläschenförmigen größeren, deutlich hervortretenden Kernen eher blasigen Stützzellen gleichen. Die Kapseln werden meist von schmalen, ebenfalls basophilen Zellhöfen umgeben und zwischen diesen findet sich eine vollkommen hyaline, eher mit saueren Farbstoffen (Eosin) färbbare Grundsubstanz.

Was jedoch das Merkwürdigste ist, über die Oberfläche erheben sich in die Gelenkhöhle hineinragende, halbkugelige oder köpfchenartig gestaltete Zellterritorien, teils dicht aneinander (*H*), teils in geringen Zwischenräumen (*H'*).

Diese Höckerchen finden sich sowohl an der Oberfläche der Gelenkpfanne (Fig. 26 *P*), als an der des Kopfes (*K*). Am Durchschnitt verleihen sie diesen ein stumpf höckeriges Aussehen, das einigermaßen an das Durchschnittsbild des plantaren, knorpelähnlichen Belages an den Zehenbeugesehnen vom Sperling erinnert<sup>1</sup>. Ein Unterschied besteht jedoch darin, daß bei *Sciurus* auch dort wo die Höckerchen dicht aneinandergrenzen, keine so tiefen, trennenden Spalten zwischen ihnen vorkommen. An der Oberfläche der Gelenkpfanne, wo sie am stärksten entwickelt erscheinen, erheben sie sich zumeist als freistehende, halbkugelige Gebilde (Fig. 27 und 30), deren Basis einen Durchmesser von 20—26  $\mu$  besitzt, während die Höhe bis zu 15  $\mu$  erreichen kann. Einzelne ragen jedoch mit mehr als halber Kugelfläche hervor, so daß sie wie breitgestielte

<sup>1</sup> Man vgl. Fig. 10, Taf. XXVI, diese Zeitschrift. LXXIII. Bd. 1903.

Köpfchen aufsitzen und durch tangentielle Längsschnitte von ihnen kleinere oder größere Calotten vollkommen abgetrennt werden können.

Trägt man ein Stückchen des Gelenkknorpels durch einen parallel zur Oberfläche geführten Rasiermesserschnitt ab und betrachtet denselben von der freien Fläche, so erhält man ein sehr eigentümliches Bild, wie es in Fig. 29 dargestellt ist. Man sieht dann, daß die Höcker eine gewisse Reihenbildung zeigen; dagegen ist der Eindruck, als würden sie sich auch mit ihren Rändern dachziegelartig nach einer Richtung überragen nur dadurch hervorgerufen, daß das abgetragene Knorpelstückchen einen Keil darstellt, dessen Rücken man sich bei *R*, dessen Schneide man sich bei *S* gelegen denken muß. Was also in der Figur in eine Ebene projiziert erscheint, wurde in Wirklichkeit bei fortschreitender Tieferstellung der Mikrometerschraube in der Richtung von *R* zu *S* gezeichnet und so entsteht der Eindruck eines Überhängens der Höckerchen in dieser Richtung.

In Wirklichkeit fehlt hier jedoch eine solche Anordnung, wie sie die Höckerchen an der Sehnenoberfläche des Sperlings so deutlich zeigen (vgl. Fig. 4 an oben erwähnter Stelle). Auch habe ich mich vergeblich bemüht, an Kopf und Pfanne eine entgegengesetzte Anordnung und Neigung der Höckerchen festzustellen, welche beim Aufeinandertreffen der Gelenkflächen etwa eine Art Verzahnung derselben bewirken könnten. Die Höckerchen stehen überall genau senkrecht, beziehungsweise radiär zur Oberfläche, besitzen beiderseits, an Kopf und Pfanne, vollkommen abgerundete Kuppen und nirgends ist die Möglichkeit einer Verzahnung gegeben; vielmehr treffen die Höckerchen stets mit ihren Konvexitäten aufeinander, etwa wie Stoßballen (Fig. 27, 28). Was die Entwicklung und Verteilung derselben an den einzelnen Zehengelenken anlangt, so erscheinen die Höckerchen in den dorsalen Teilen der Gelenkpfanne des mittleren und Grundgelenkes am besten entwickelt, während sie in den plantaren Teilen fehlen, so daß hier die Oberfläche glatt erscheint.

Am Gelenkkopf sind sie im allgemeinen weniger stark vorspringend, jedoch dichter aneinander gelagert, so daß streckenweise am Durchschnitt ein ganz regelmäßig festonierter Kontur entsteht (Fig. 28).

Auch an der Oberfläche des an der Gelenkbildung beteiligten metacarpophalangealen Sesamknochens (Fig. 29 *SVG*) erscheinen sie entwickelt; nur schwach am distalsten Gelenk, und zwar am Kopfe,

während die Oberfläche der Pfanne und die Gelenkfläche des plantaren Sesamknochens fast vollständig glatt erscheinen.

Was nun den feineren histologischen Bau dieser Höckerchen anlangt, so enthält fast jedes derselben eine Zellohne in der Mitte (Fig. 27), die von einer stark basophilen Kapsel begrenzt wird, an die sich in vielen Fällen ein schmaler, ebensolcher Zellohof (ZH) anschließt. Auf diesen folgt dann eine breitere, mit Eosin stark färbare Zone, welche die Hauptmasse des in die Gelenkhöhle ragenden Höckers ausmacht und manchmal eine undeutliche, konzentrische Schichtung oder Streifung erkennen läßt. Die freie Oberfläche des Höckers wird in der Regel von einem glatten, glänzenden Saum begrenzt (M), der sich manchmal stärker mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch färbt und sich einerseits zwischen zwei aneinander stoßenden Höckern in die Tiefe einsenkt und hier verliert, anderseits auch auf die glatte, höckerlose Oberfläche des Gelenkknorpels fortsetzt (Fig. 26 M). An Schnitten parallel zur Gelenkoberfläche, an denen einzelne Höcker gekappt erscheinen (Fig. 29 H'), erkennt man, daß dieser Saum eine feinfaserige Struktur zeigt und eine Art, von der hyalinen Höckersubstanz differenter Grenzmembran darstellt (Fig. 29 M, Fig. 37 M' von der Fläche getroffen), wie sie ja auch die Gelenkoberflächen bei den Fledermäusen und vielen andern Tieren<sup>1</sup>, dann aber auch die Sehnenhöcker und Sperrschneiden bei den Vögeln überzieht. Dieses Grenzhäutchen ist offenbar identisch mit den von verschiedenen Autoren auch an der Oberfläche menschlicher Gelenkknorpel beschriebenen Bildungen (vgl. HAMMAR<sup>2</sup>).

Dieses Grenzhäutchen zeigt an den Höckern nicht selten Zeichen von Abnutzung, indem es pinselartig aufgefasert erscheint (Fig. 26 h),

<sup>1</sup> Z. B. den Vögeln, bei denen ich einen solchen Grenzsäum schon erwähnt habe (Diese Zeitschrift. LXXIII. Bd. 1903. S. 394).

<sup>2</sup> HAMMAR (Arch. mikr. Anat. Bd. XLIII. 1894. S. 857) bezeichnet diese Oberflächendifferenzierung als »Flächennetz«, das besonders nach Hämatoxylinfärbung deutlich hervortreten soll. Am Vertikalschnitt stellt es eine »grobe, ziemlich gleichbreite Randlinie« dar, die stärker glänzend ist und »größere Tinktionsfähigkeit dem Eosin gegenüber besitzt«. Ich finde, mit der ersten Angabe von HAMMAR übereinstimmend, daß dieses Grenzhäutchen sich besonders stark mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch färbt und dadurch oft scharf von den darunterliegenden, mit Eosin färbbaren Lagen gesondert erscheint. Es ist kein Zweifel, daß es, wie schon HAMMAR angibt, durch die Reibung aufgefasert und endlich abgescheuert werden kann, besonders beim Menschen (vgl. auch BRAUN, Zeitschr. f. Chir. Bd. XXXIX. 1894) und größeren Tieren. Bei den Vögeln und kleinen Säugetieren jedoch stellt es ein Grenzhäutchen im Sinne von BICHAT, ARNOLD, LUSCHKA u. a. dar.

welche Zerfaserung sich auch auf die Substanz der Höcker selbst erstrecken kann, so daß man an Stelle scharf begrenzter, wohl abgerundeter Höcker einen Büschel kürzerer und längerer Fäserchen in die Gelenkhöhle ragen sieht (Fig. 27 *F*).

Der Inhalt der von den Höckern umschlossenen Höhlen sind selten wohlerhaltene Zellen; in den Fällen, in denen solche vorkommen, können sie gelegentlich auch zwei Kerne besitzen. Manche Höcker können auch zwei wie durch Teilung entstandene Zellen enthalten und dann, falls die Teilungsebene senkrecht zur Oberfläche steht, selbst durch eine in dieser Richtung auftretende Furche in zwei geteilt werden.

In den meisten Fällen jedoch zeigen die Zellen der Höcker Rückbildungserscheinungen.

Dieselben bestehen im einfachsten Falle in einem Schwund oder Verbrauch des Protoplastmakörpers, so daß ein solcher kaum mehr um den Kern zu erkennen ist und dieser wie nackt in der verengten Zelhöhle zu liegen scheint.

Weiterhin kann der Kern selbst pyknotisch werden (Fig. 30 *a*, *K*), seine Färbbarkeit verlieren (Fig. 30 *b*, *zR*) und als blasser, kaum mehr färbbarer Fleck die Mitte des Höckers einnehmen; letzterer erscheint dann wie solid, durch und durch gleichartig.

In manchen Fällen kann der stark verengten Zelhöhle halbmond- oder calottenförmig eine stark färbare Masse aufsitzen (Fig. 37 *S*); solche halbmond- oder sichelförmige Massen sind zum Teil nichts anderes als zugrunde gegangene Schwesterzellen.

Kurz gesagt: es wiederholen sich an den Zellen der Höcker die auch an Zellen gewöhnlicher Knorpel<sup>1</sup>, aber auch an jenen in den Höckern der Beugesehnen des Vogelfußes<sup>2</sup> zur Beobachtung kommenden Rückbildungs- und Umwandlungserscheinungen.

Welche Bedeutung kommt nun diesen eigentümlichen Höckern an den Gelenkflächen der Zehen- (und wahrscheinlich auch anderer) Gelenke zu?

Daß es sich um eine Sperrvorrichtung nicht handeln kann, geht schon aus der geschilderten Form und Anordnung der Höcker an Kopf und Pfanne hervor. Es scheint mir hier von Interesse, der einzigen bisher bekannt gewordenen ähnlichen Differenzierung eines

<sup>1</sup> Man vgl. den II. Teil meiner Untersuchungen »Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes«. Diese Zeitschrift.

<sup>2</sup> Diese Zeitschrift. LXXII. Bd. 1903. S. 388.

Gelenkknorpels bei Knochenfischen zu gedenken, deren Kenntnis ich einer freundlichen Mitteilung des Herrn Dr. O. THILO in Riga verdanke. DÖNITZ<sup>1</sup> und THILO<sup>2</sup> haben eine — allerdings noch mit freiem Auge sichtbare — radiäre Furchung der Gelenkflächen am Hemmknochen von *Acanthurus* und *Naseus* beschrieben. THILO blieb im unklaren über die Bedeutung derselben und meinte, es könnte sich um eine Schrumpfungsercheinung infolge von Rückbildung handeln. Ich halte es jedoch für wahrscheinlicher, daß es sich um eine Sperrvorrichtung handelt, welche das dauernde Aufrechterhalten des als Waffe dienenden Stachels erleichtert, indem die zwischen zwei Furchen gelegenen halbzylindrischen, radiären Vorragungen des Gelenkkörpers in die gegenüberliegenden Furchen des Umfassungskörpers (Basis des Stachels) eingreifen.

Denkt man sich jedoch diese radiären Vorragungen durch Querrinnen in eng aneinander liegende kugelige Erhebungen zerteilt, dann wird eine Sperrung zur Unmöglichkeit, die kugeligen Höcker auf beiden gegenüberliegenden Flächen werden ohne Halt aneinander hin- und hergleiten. Letzteres ist der Fall beim Gelenk von *Sciurus*. Ich habe aber schon erwähnt, daß die Höcker an Kopf und Pfanne etwa wie Stoßballen aufeinander treffen.

Bedenkt man, daß das Eichhörnchen imstande ist, vom höchsten Gipfel der Bäume auf den Boden zu springen, ohne Schaden zu leiden, so können diese Höcker in der Tat nur die Bedeutung von Puffern oder Stoßballen haben, welche die Wucht des Stoßes beim Aufprall auf den Boden dadurch vermindern, daß sie mit ihren Konvexitäten aufeinander gepreßt und vermöge ihrer Elastizität zusammengedrückt werden. So wird der heftige Stoß nicht direkt auf die knöchernen »Druckaufnahmeplatten« (ROUX) der Knochen übertragen, sondern gleichsam von einer Unzahl von elastischen Aufnahmestellen zerteilt und unschädlich gemacht.

Für diese Deutung spricht auch der Umstand, daß die Höcker im dorsalen Pfannenteile, der bei der maximalen Streckung der Zehen während des Aufprallens auf den Boden am stärksten beansprucht wird, auch am besten entwickelt sind. Möglicherweise haben die eigentümlichen Fußballen dieser Tiere (Fig. 39 DB), die im wesentlichen aus einer Epidermisverdickung über einer Anhäufung massen-

<sup>1</sup> Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 210. Taf. VII, Fig. 3 e.

<sup>2</sup> Die Umbildungen an den Gliedmaßen der Fische. Morph. Jahrb. Bd. XXIV. 1896. S. 324.

hafter Schweißdrüsen bestehen, auch Anteil an dieser Funktion; hauptsächlich handelt es sich dabei jedoch wohl, wie schon V. GRABER<sup>1</sup> bemerkt hat, um Trittdämpfer, da diese Ballen besonders bei nächtlichen Tieren am reichsten entwickelt sind. Daß sie manchen Tieren (*Hyrax*, Affen) eine pneumatische Anheftung an glatte Flächen ermöglichen sollen, ist u. a. von MOHNIKE<sup>2</sup> und SIMMERMACHER<sup>3</sup> behauptet worden.

Das geschilderte Verhalten der Zehengelenkknorpel bei *Sciurus* zeigt wieder einmal deutlich, daß für den feineren Bau eines Binde-substanz-Organ in erster Linie seine physikalische Beanspruchung und nicht seine organologische Stellung maßgebend ist; mit andern Worten, ein Gelenkknorpel, eine Sehne, ein Sesamknochen, eine Sklera usf. zeigt nur dann dieselbe Struktur, wie die gleichnamigen Gebilde bei einem andern Tier, solange sie die gleiche Funktion besitzen, die gleiche mechanische Beanspruchung erfahren.

Die Abstufungen in diesen funktionellen Beanspruchungen scheinen viel feinere zu sein, als wir bis jetzt zu beurteilen vermögen. Daher die bekannte und charakteristische Substituierbarkeit der einzelnen Binde-substanzen, die vom Standpunkt der Histogenese oft als einfache Metaplasie gedeutet worden ist; eine geringe Veränderung der mechanischen Beanspruchung wird eben auch im Laufe der Entwicklung von einer Veränderung des Gewebecharakters gefolgt.

Daher müssen wir diesen Gewebsübergängen oder Übergangsgeweben unser volles Augenmerk zuwenden, weil sie der empfindlichste Indikator für Verschiedenheiten in der Biomechanik sind.

Durch diese funktionelle Anpassung der Gewebe können aber auch Konvergenzerscheinungen entstehen, welche die Beurteilung der eigentlichen Natur eines Gewebes oft sehr erschweren.

Gerade in dieser Hinsicht ist die von mir bereits betonte, auffallende Übereinstimmung des Gelenkknorpels vom Eichhörnchen mit den knorpelartigen Belägen an den Zehenbeugesehnen gewisser Vögel, z. B. des Sperlings, von Interesse. Ich habe Ähnlichkeiten und Unterschiede dieser eigentümlichen Gewebeform, die nunmehr außer bei Vögeln auch bei den Fledermäusen nachgewiesen ist, gegenüber dem Knorpelgewebe an andrer Stelle<sup>4</sup> auseinandergesetzt und gezeigt,

<sup>1</sup> Die äußeren mechanischen Werkzeuge der Wirbeltiere. Leipzig, Prag. (Wissen der Gegenwart. XLIV. Bd.) 1886. S. 188.

<sup>2</sup> Diese Zeitschrift. XXXII. Bd. 1879. S. 391.

<sup>3</sup> Zool. Garten. 1884. S. 289.

<sup>4</sup> Diese Zeitschrift. LXXIII. Bd. 1903. S. 388 u. f.



daß es sich um ein eigentümliches Bindeglied zwischen dem blasigen (vesiculösem) Stützgewebe und echtem Knorpelgewebe handelt. Nunmehr sehen wir aber, daß ein zweifellos echter Knorpel, wie es der Gelenkknorpel bei den meisten Tieren ist, die morphologische Beschaffenheit der plantaren Sehnenbeläge annehmen kann, ein neuer Beweis für die nahe Verwandtschaft beider Gewebe.

Diese Erfahrung muß aber auch davor warnen, in jedem Knorpelstückchen einen phylogenetisch bedeutungsvollen Rest eines Ahnenbesitzes sehen zu wollen.

Die Zehen von *Myoxus*<sup>1</sup> zeigen prinzipiell ganz ähnliche Bauverhältnisse, wie die des Eichhörnchens, doch lassen sie einige Besonderheiten erkennen, die wieder mit einer etwas geänderten funktionellen Beanspruchung der Extremitäten zusammenzuhängen scheinen. Die Schläfer oder Bilehe sind vorzügliche Kletterer, können dagegen nicht so große Sprünge ausführen, wie die Eichhörnchen. Dementsprechend finden wir die überknorpelten Flächen ihrer Interphalangeal- und Metacarpophalangealgelenke mit etwas weniger entwickelten Stoßballen versehen; doch sind solche als kleine, je einem Zellterritorium entsprechende, halbkugelige Erhebungen am Pfannenwie Gelenkkopfknorpel vorhanden (Fig. 37).

Die Oberfläche dieser mit ihren Konvexitäten aufeinandertreffenden Höckerchen ist wieder von einem feinfaserigen, festen Grenzhäutchen (Fig. 37 *M*, *M'*) überzogen, das auch die glatten Knorpelflächen des Gelenkes bedeckt und gelegentlich an Durchschnitten durch seine starke Färbung mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch deutlich hervortritt.

Größe und Anzahl der Knorpelhöckerchen sind aber, wie gesagt, geringer wie beim Eichhörnchen. Dagegen besitzt *Myoxus* eine in eigentümlicher Weise verbesserte HemmungsVorrichtung gegen die Öffnung des geschlossenen Klettergriffes. Wie bei *Sciurus* besteht diese Vorrichtung der Hauptsache nach aus einem ungemein festen, sehnigen Ring oder einer kurzen Sehnenhülse, die mit dem Knochen verbunden ist und in welche bei der Beugung die in der Mitte verdickte Sehne eingeklemmt wird.

<sup>1</sup> Untersucht wurde *M. intermedius*, eine südtiroler Varietät von *M. glis*, welches Material ich von Herrn Dr. KARL TOLDT, Assistenten am k. k. naturhist. Hofmuseum, erhielt. Derselbe unterstützte mich auch durch die Bestimmung einiger Fledermäuse, so daß ich ihm auch hier meinen besten Dank ausdrücken möchte.

Entfernt man von einer Zehe unter der Lupe alle Weichteile, so kann man diesen Sehnenring leicht für sich in Verbindung mit dem Knochen darstellen (Fig. 34 *SR*). Er entspringt aus der stark plantarwärts gekrümmten Grundphalanx *I* näher dem distalen Teile derselben; seine Höhe bzw. Länge (in der Richtung des Pfeiles) betrug 0,78 mm, sein dorsoplantarer Durchmesser 0,88 mm. Letzterer bildet mit der Längsachse des Knochens proximad einen spitzen Winkel.

Der Sehnenring besteht aus derben, festen circulären Faserbündeln, zwischen denen sich besonders gegen seine innere Oberfläche und seinen Ansatz an den Knochen zu Reihen schwach entwickelter blasiger Zellen finden und die knapp vor dem Einstrahlen in den Knochen verkalken. An dieser Stelle zeigt der letztere jederseits zwei kurze leistenförmige oder höckerige Verdickungen (*TT*), welche nebst den verkalkten Ursprungsbündeln auch am macerierten Skelett jeder Grundphalanx zu sehen sind.

Durch diesen Ring läuft die starke Sehne des tiefen Beugers (Fig. 40 *PS*) und die dünne, gedoppelte des durchbohrten (*PPS*), welche vor ihrem Ansatz an die Basis der Mittelphalanx (*II*) hier in einen stark entwickelten und plantarwärts vorspringenden Sesamknoten (*SVM*) einstrahlt. Derselbe besteht aus derben, durchflochtenen Sehnenbündeln mit reichlich zwischen dieselben eingelagerten blasigen, fetthaltigen Zellen. Bei der Beugung verengert er ganz wesentlich den Eingang in den Sehnenring, ganz wie bei *Sciurus*. Wie bei diesem wird die Verdickung der Sehne in ihrer Mitte durch eine Auf- und Einlagerung blasiger Zellen, teilweise auch Umwandlung der Sehnenzellen in blasige, mit Kapseln versehene und daher druckelastische Elemente hervorgerufen. Ein Unterschied besteht nur darin, daß diese Zellen bei *Myoxus* kleiner und fast alle fetthaltig sind; letzteres ist ja auch bei vielen Vögeln der Fall.

Der dorsale Sesamknoten hinter der Insertion der langen Beugesehne (Fig. 39 *S<sup>1</sup>*) fehlt bei *Myoxus*. Der Sesamknochen in der Gelenkkapsel, *SVE*, besitzt eine gerundete, plantare Fläche, und wo die Sehne über diese hinweggleitet, finden sich einige blasige Zellen in die Sehne eingelagert.

Die Beugesehne besitzt nahe ihrer Insertion (Fig. 40 *I*) am sagittalen Längsschnitt einen dorsoplantaren Durchmesser von etwa 114  $\mu$ , in ihrem proximalen Teil, wo sie über das Metacarpophalangalgelenk schleift, einen solchen von 0,3 mm, wovon etwa  $\frac{1}{3}$  auf den dorsalen Belag von blasigem Stützgewebe (*S<sup>4</sup>*) kommt. In der Mitte erfährt die Sehne eine Verdickung in der genannten Richtung

auf über 0,5 mm, durch die dorsale ( $S^2$ ) und ventrale ( $S^3$ ) Auflagerung.

Letztere besitzt eine Länge von fast 2 mm, eine dorsoplantare Dicke von 0,22 mm und verhält sich mit dem oben erwähnten Unterschiede ganz wie bei *Sciurus*. Dagegen findet sich bei *Myoxus* an Stelle der dorsalen und weiter distad gelegenen Auflagerung, welche dem ventralen elastischen Bande, *VE*, zum Ansätze dient, ein eigentümlicher Sesamknorpel, welcher die ganze Breite der Sehne einnimmt und an der dorsalen Fläche derselben mit einer leichten Wölbung, *DK*, frei zutage liegt, wenn man die isolierte Sehne von oben her betrachtet.

Auch diese Auflagerung besteht größtenteils aus fetthaltigen, blasigen Zellen, welche zumeist in Reihen zwischen den Faserbündeln der Sehne (Fig. 35 *F'*) eingelagert erscheinen. In der Mitte des Knotens nehmen diese blasigen Zellen an Größe zu (*Kn*), rücken dichter aneinander und erhalten mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch deutlich färbbare Kapseln, während die faserige Zwischensubstanz einen mehr hyalinen Charakter annimmt und sich ebenfalls leicht mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch färbt. Auch zeigen die Zellen sämtlich die charakteristische Loslösung von der Kapselwand, kurz, diese mittlere Partie erscheint in einen echten Knorpelkern (Fig. 40 *KK*) umgewandelt, der sich ganz allmählich in das umgebende blasige Stützgewebe verliert (Fig. 35 *Kn*).

Eine ähnliche Umwandlung hat die dorsale Oberfläche in einer Längsausdehnung von über 1 mm erfahren; hier zeigt der Sesamknoten jedoch das mechanisch bemerkenswerte Verhalten, daß seine Konvexität mit vorspringenden Knorpelhöckern besetzt ist, welche ihr eine gewisse Rauigkeit verleihen (Fig. 40 *DK*, Fig. 35 *H*).

Trägt man einige dieser Knorpelhöcker durch einen Tangentialschnitt ab, so erhält man ein Bild, wie es in Fig. 36 dargestellt ist. In einer reichlichen hyalinen Grundsubstanz sind Zellhöhlen, *KH*, ausgespart, die von geschrumpften Zellkörpern, *Z*, eingenommen werden. Von ausgesprochenen Kapselbildungen um die Höhlen ist hier nichts zu sehen, nur zeigen einzelne Höfe Andeutungen einer concentrischen Schichtung (*H*). Einzelne Zellen zeigen wieder Rückbildungserscheinungen, indem sie immer kleiner werden, womit Hand in Hand eine Einengung der Zellhöhle geht; so findet man in der hyalinen Grundsubstanz, da und dort nur mehr winzige Zellreste (*DZ*) als Zeichen, daß hier eine Zelle in Grundsubstanz umgewandelt wurde.

Diese Grundsubstanz gibt die charakteristischen Knorpelfärbungen, färbt sich z. B. mit maximal verdünntem Thionin metachromatisch rot.

Die Oberfläche der Höcker wird wieder von einem stärker färbaren Grenzsau, *M*, begrenzt, der an Flachschnitten ein feinfaseriges Aussehen zeigt (*M*<sup>1</sup>).

Bei der Beugung der Zehe wird nun der Eingang in den Sehnenring (Fig. 40 *SR*) durch Tiefferrücken des Sesamknoten *SVM* verengert und gegen diesen die höckerige Oberfläche der Beugesehne *DK* gepreßt, wodurch ein Vorgehen der Sehne wesentlich erschwert oder für die Dauer der Griffstellung unmöglich gemacht wird.

Wie bei *Sciurus* findet sich eine weitere Auflagerung blasigen Gewebes an der dorsalen Fläche der Beugesehne an der Basis der Grundphalange *S*<sup>4</sup>, in einer Länge von  $1\frac{3}{4}$  mm. Ebenso sind die Innenflächen der hier von der Beugesehne durchbohrten Sehnen des *M. flexor perforans et perforatus*, *SP*, und des *M. flexor perforatus*, *SVG*, mit elastischen Kissen von blasigem Stützgewebe bedeckt.

Was die Streckseite der *Myoxus*-Zehe betrifft, so spaltet sich das dorsale, elastische Band (Fig. 40 *DE*) gegen das Endglied hin in zwei Teile; der untere inseriert mit der Strecksehne, wie bei *Sciurus* am Knochenrand, der obere steigt im Bogen gegen den konvexen Abhang der Krallen und verliert sich im bindegewebigen Bette derselben. Dieser Teil nimmt offenbar auch an der Erhaltung der starken Dorsalflexion der Krallen teil und legt die Haut hinter der Krallen in Falten.

An der Insertion der Strecksehne fehlt ein Sesamknötchen, jedoch setzt sich die überknorpelte Gelenkfläche noch eine Strecke weit proximad an der Oberfläche der Gelenkkapsel fort (Fig. 40 *K*). Diese überknorpelte Fläche zeigt am Längsschnitt deutliche Höckerchen, ähnlich, aber in kleinerem Maßstabe, als der überknorpelte, dorsale Sesamknoten der Beugesehne. Offenbar ist diese dünne Knorpelschicht eine eigentümliche Abänderung des hier gewöhnlich vorhandenen Sesamknoten.

Wo die Strecksehne über das Mittelgelenk schleift, finden sich nur vereinzelte blasige Zellen in die erstere eingelagert.

Schließlich möchte ich hier noch bemerken, daß bei *Myoxus* die kissenartigen Pelotten an der Palma (Fig. 40 *DB*) und Planta, sechs an der Zahl, so dicht aneinander stehen und so hoch sind, daß beim Aufdrücken des Fußes dieselben einen geschlossenen Wall mit einer ziemlich tiefen Grube in der Mitte bilden können. Die Einrichtung

scheint noch vollkommener, als die von MOHNIKE<sup>1</sup> abgebildete, an der Hand von *Cercopithecus cynomolgus*, so daß man annehmen müßte, daß *Myoxus* erst recht befähigt wäre, diesen Pelottenkranz beim Klettern an glatten, senkrechten Wänden wie einen Saugnapf zu verwenden, wovon mir nichts bekannt ist.

Ein vorzüglicher, wenn auch angeblich träger Kletterer ist der Fuchskusu (*Trichosurus vulpecula*); da dieses Tier Wildkatzengröße erreicht und fast ausschließlich auf Bäumen lebt, schien es mir von Interesse, die Zehen desselben zu untersuchen. Mir stand die in Formol konservierte Mittelzehe einer vorderen Extremität zur Verfügung<sup>2</sup>, die ich in eine sagittale Schnittreihe zerlegte.

Es fanden sich prinzipiell ganz ähnliche Einrichtungen, wie bei *Sciurus*, nur tritt die Verwendung des rein blasigen Stützgewebes zurück gegen die mächtige Entfaltung des fibrösen, obwohl ersteres an zahlreichen Stellen sich entwickelt findet, wie ein Blick auf Fig. 42 lehrt, in der das blasige Stützgewebe wieder durch gelbe Farbe angedeutet ist. Der bemerkenswerteste Unterschied ist der, daß die Führung der langen Beugesehne *PS* durch einen dritten Sehnenring verstärkt erscheint. Derselbe ist an zwei seitlichen, plantaren, 0,8 mm langen Knochenrauhigkeiten (Fig. 41 *T*<sup>1</sup>) nahe über dem Pfannenende der II. Phalanx befestigt und verbreitert sich plantarwärts, so daß er hier, in der Längsrichtung gemessen, eine Höhe von 1½ mm erreicht. Der zweite und dritte Sehnenring entspricht den bei *Sciurus* und *Myoxus* beschriebenen; der zweite (Fig. 41 *SR*<sup>2</sup>) mißt am Ursprunge aus dem Knochen etwa 1,4 mm, an seinem plantaren Umfange fast 2 mm, entsprechend der Fingerlängsachse gemessen. Der dritte stellt endlich plantarwärts vom Grundgelenk eine über 4 mm lange Sehnenhülse dar, welche zugleich die Insertion des durchbohrten Beugers aufnimmt (Fig. 41 *SR*<sup>3</sup>). Zur Hälfte entspringt sie aus der Grundphalanx, zur Hälfte knapp hinter dem Gelenkkopf des Metacarpalknochen. In die Seitenwände ist hier wieder, wie bei *Sciurus* und *Myoxus*, je ein mächtiger Sesamknochen eingelagert (Fig. 41 *SVG*), der mit einer großen Fläche an der Bildung des Metacarpophalangealgelenkes teilnimmt und dessen Periost, bzw. Perichondrium reichliches blasiges Stützgewebe enthält (Fig. 41).

<sup>1</sup> l. c.

<sup>2</sup> Ich verdanke dieselbe der Güte meines Freundes, des Herrn Privatdozenten Dr. S. v. SCHUMACHER, Assistenten am II. anat. Institut.

Solches überzieht in der Umgebung des Sesamknochens auch die Innenfläche der Gelenkkapsel (Fig. 42 *SVG*).

Fig. 41 stellt einen tangentialen Längsschnitt durch die Zehe dar, der durch die seitlichen Wandungen dieser drei Sehnenführungen gegangen ist und am besten ihre Anordnung und Bedeutung für die Festhaltung der Sehne des langen Beugers in der Griffstellung erkennen läßt.

Diese Sehne zeigt bei *Trichosurus* verhältnismäßig keine so starke Verdickung in ihrer Mitte, indem sie nahe ihrer Insertion 0,3 mm, in der Mitte etwas über 1 mm in dorso-plantarer Richtung mißt.

Die Auflagerungen von blasigem Stützgewebe sind im allgemeinen ähnlich wie bei *Sciurus* angeordnet, d. h. an allen jenen Stellen vorhanden, die bei der Beugung geklemmt werden. Sie zeigen aber eine gewisse Rückbildung, indem sie nur an wenigen Stellen hauptsächlich nur aus blasigen Zellen bestehen, wie z. B. die proximalste, dorsale (Fig. 42 *S*<sup>4</sup>), die noch eine Höhe von 340  $\mu$  erreicht.

Besonders in der dorsalen, unter der Mittelphalanx gelegenen Auflagerung (Fig. 42 *S*<sup>2</sup>), in welche wieder das ventrale elastische Band (*VE*) einstrahlt, erscheinen die blasigen Zellen durch starke circuläre Faserbündel auseinandergedrängt und teilweise ersetzt. Erst gegen das proximale Ende dieser Auflagerung erhebt sich wieder reines blasiges Stützgewebe (*s*<sup>2</sup>, *ss*<sup>2</sup>) in getrennten hügel förmigen Gruppen, wovon die erste eine Höhe von 200  $\mu$  erreicht.

Die eigentümliche Verstärkung dieser dorsalen Auflagerung durch circuläre Bündel, welche dem Gewebe ein ähnliches Aussehen verleiht, wie ich es von der Beugesehne bei *Buteo* in deren plantarem Abschnitt beschrieben habe<sup>1</sup>, dürfte darauf zurückzuführen sein, daß diese Stelle während der Beugung durch eine besondere Einrichtung einem besonders starken Drucke ausgesetzt ist. Die Sehne des *M. flexor perforans et perforatus* (*PPS*) inseriert sich nicht wie gewöhnlich unter Bildung eines Sesamknotens am Pfannenrande der Mittelphalanx, sondern überspringt das Gelenk und strahlt als derbes fibröses Bündel in die plantare Fläche der Mittelphalanx dort ein, wo der distalste Sehnenring seinen Ursprung nimmt (Fig. 42 *i*). Diese Sehne besitzt an ihrer plantaren Fläche, wie aus der Figur ersichtlich, ebenfalls blasiges Gewebe eingelagert. Außerdem ist jedoch in der

<sup>1</sup> Vgl. diese Zeitschrift. LXXIII. Bd. 1903. S. 408 und Fig. 27 *CB*.

plantaren Kapselwand ein eigner, ebenfalls aus blasigen Zellen bestehender Sesamknoten (*SVM*) vorhanden.

Es ist nun begreiflich, daß bei der Beugung und der damit einhergehenden Verringerung des Winkels zwischen Grund- und Mittelphalanx die Sehne des *M. flexor perforans et perforatus*, indem sie zurückgezogen wird, einen besonderen Druck auf die in den Sehnenring *SR*<sup>2</sup> eingeklemmte lange Beugesehne ausüben muß, der zur Festhaltung derselben in der Beugestellung beiträgt. Bei der Vorziehung der ersteren Sehne scheint ein zweites elastisches Band tätig zu sein, das knapp hinter dem Gelenkkopf der Grundphalanx entspringt (*VE*<sup>1</sup>).

Verhältnismäßig schwach erscheint das dorsale elastische Band, *DE*, jedenfalls ist es allein nicht imstande, die starke Dorsalflexion der Endphalanx zu erhalten; daher sehen wir nahe der Insertion der Strecksehne, an ihrer plantaren Fläche frei und stark vorspringend, einen aus blasigen Zellen und fibrösem Gewebe gebildeten Sesamknoten (*SDE*), welcher in eine Knochenvertiefung hinter dem Gelenkkopf eingreift und so offenbar die Wirkung des elastischen Bandes unterstützt.

Bei *Trichosurus* erscheint schon der Pfannen- und Gelenkkopfknorpel des Endgelenkes reichlich mit Knorpelhöckerchen besetzt, die sich wie bei *Sciurus* verhalten.

Weiter sei bemerkt, daß zwischen der Beugesehne und Grund-, sowie Mittelphalanx schön entwickelte VATER-PACINISCHE Körperchen vorkommen, die über 1 mm Länge erreichen können.

Was schließlich den feineren Bau des blasigen Stützgewebes anlangt, so erreichen seine Zellen dort, wo es am reinsten entwickelt ist, wie z. B. an der dorsalen Oberfläche der langen Beugesehne in der Gegend des Grundgelenkes (Fig. 42 *S*<sup>4</sup>) eine bedeutende Größe.

Ihr Zellkörper zeigt aber, wenigstens an dem vorliegenden Material, nicht den charakteristischen hohen Grad von Durchsichtigkeit und vollkommenen Mangel an Färbbarkeit, wie bei niederen Tieren. Sie sind vielmehr durch eine blaugraue Färbung mit DELA-FIELDS Hämatoxylingemisch ausgezeichnet, welche in der Mitte der Zelle am stärksten erscheint, gegen die Oberfläche zu sich verliert, so daß es den Anschein hat, als seien alle Zellen innerhalb ihrer Kapsel mit glatten Oberflächen retrahiert (Fig. 43).

Der Kern liegt, ebenfalls im Gegensatz zu den blasigen, nicht fetthaltigen Zellen bei andern Tieren, fast ausnahmslos an der Oberfläche des Zellkörpers, während dieser in seiner kernfreien Mitte oft

eine verdichtete Partie erkennen läßt, welche entfernt an eine Sphäre erinnert (Fig. 43 *P*).

Untersuchungen an frischem und gut fixiertem Material wären hier sehr erwünscht, um das wahre Verhalten dieses eigentümlichen Gewebes aufzudecken.

Zum Schlusse schien es mir von besonderem Interesse, die Zehen des **Faultieres** zu untersuchen, das ja bekanntlich seine sichelförmig gekrümmten Krallen zum Anhängen an Ästen benutzt. Da das Tier sein Leben ausschließlich auf Bäumen verbringt, kann die andauernde hängende Stellung unmöglich durch aktive Muskelkontraktion erhalten werden; vielmehr müssen wir besondere mechanische Einrichtungen dafür erwarten. Leider war mir Material von ausgewachsenen Tieren nicht zugänglich; wohl aber hatte ich Gelegenheit, einen Fötus von *Bradypus cuculliger*, und zwar den Mittelfinger der rechten vorderen Extremität<sup>1</sup>, zu untersuchen. Das Tier maß 22 cm von der höchsten Scheitelerhebung bis zur Schwanzspitze und war in Alkohol konserviert, zum Studium feinerer histologischer Einzelheiten daher leider nicht brauchbar.

An Sagittalschnitten durch die Zehe sieht man sofort, daß dieselbe in der zweckmäßigsten Weise in einen festen Griffhaken umgewandelt ist; die mit der sichelförmigen Kralle bedeckte, an ihrem Pfannenrande stark verdickte Endphalanx (Fig. 44 *III*) steht plantar flektiert nahezu senkrecht auf der vorhergehenden (*II*). Der Gelenkkopf der letzteren stellt fast  $\frac{5}{6}$  einer Kugel dar, so daß sich die Diaphyse wie ein dünner, nach unten zu dicker werdender Stiel oder Griff an dem letzten Sechstel ansetzt. Das mächtig verdickte Pfannenende des Krallengliedes umfaßt, besonders vermöge eines stark verlängerten dorsalen Pfannenrandes etwa die halbe Gelenkoberfläche.

Die basale Phalanx, *I*, ist rudimentär und besitzt in diesem Stadium nur einen kleinen centralen Verkalkungspunkt. Sie erscheint außerdem noch größtenteils mit dem Metacarpale, *M*, verschmolzen, wenngleich eine Spalte, *Sp*, zwischen beiden in Ausbildung begriffen ist. So bietet diese rudimentäre Grundphalanx bei flüchtiger Betrachtung das Aussehen einer Epiphysenanlage des Metacarpale. Bekanntlich ist sie auch so gedeutet worden.

GIEBEL, welcher *Bradypus* nur zweigliederige Finger zuschreibt,

<sup>1</sup> Für die freundliche Überlassung dieses wertvollen Objektes spreche ich auch hier dem Vorstande des I. zool. Instituts, Herrn Prof. Dr. K. GROBBEN, meinen besten Dank aus.



sagt darüber<sup>1</sup>: »Indes nehmen CUVIER, MECKEL, BLAINVILLE und A. WAGNER dreigliederige Finger an und erklären, daß die kurze erste Phalanx frühzeitig mit ihrem Metacarpus verwachse. DAUBENTON, WIEDEMANN und BURMEISTER dagegen behaupten, daß jene angebliche Phalanx nur die Epiphyse der Metakarpen sei. Unsre jüngsten Skelette von Fötus zeigen nur zweigliederige Finger und Zehen, erst nach der Geburt bilden sich die Epiphysen und verwachsen früher oder später mit dem Mittelhandknochen. Nach WAGNERS Beobachtungen, welche aber nichts von dem Verhalten der Epiphysen bei jüngsten Skeletten angeben, sollen jedoch diese unsre Epiphysen durch ein wirkliches, also gegen diese Deutung sprechendes Gelenk mit dem Metacarpus verbunden sein.« Da nach der eignen Angabe GIEBELS Epiphysen sich erst nach der Geburt bilden, spricht der geschilderte Befund an diesem Fötus zweifellos für die Richtigkeit der Behauptung WAGNERS. Auch nach M. WEBER<sup>2</sup> haben die Finger im erwachsenen Zustand nur zwei Phalangen. An dem abgebildeten Skelett eines rechten Fußes (Fig. 341) ist jedoch am Mittelfinger zwischen Metacarpus und der langen Grundphalanx noch ein Schaltknochen zu sehen, der der rudimentären Phalanx *I* zu entsprechen scheint.

Ungemein einfach gestaltet sich der sehnige Apparat an diesen Zehen. Eine einzige mächtige Beugesehne (*F*<sup>1</sup>) zieht, von der Basis des Metacarpus bis zu der der Mittelphalanx den Knochen dicht anliegend, nach vorn und wendet sich hier im Bogen gegen die Mitte der Endphalanx, wo sie inseriert (*z*). Ihr Angriffspunkt ist somit weit plantarwärts vom Drehpunkt des Gelenkes gelegen, so daß die Sehne hier förmlich die Hypotenuse des von ihr und den zwei distalsten Phalangen gebildeten rechtwinkeligen Dreiecks darstellt.

Dieser dreieckige Raum wird von einem elastischen Fettpolster (*F*) ausgefüllt, gegen welches die Sehne beim Umklammern eines Astes gedrückt werden muß. Die weit an die Unterfläche des Krallengliedes vorgeschobene Insertion der Sehne muß es aber auch mit sich bringen, daß letztere beim Hängen des Tieres in einer längeren distalen Strecke auf dem Aste aufliegt und durch das Körpergewicht festgehalten wird.

Entsprechend diesem Drucke, den sie dabei zu erleiden hat, erscheint die Sehne gegen ihre Mitte ungemein verdickt und eigen-

<sup>1</sup> In BRONNS Klassen und Ordnungen. VI. Bd. V. Abt. Säugetiere. 26. Lief. 1883 und Zeitschr. ges. Naturw. 1879. Bd. LII. S. 319.

<sup>2</sup> Die Säugetiere. Jena. 1904. S. 442.

tümlich gebaut. Während sie nahe ihrer Insertion einen dorsoplantaren Durchmesser von 0,56 mm besitzt, erreicht sie in ihrer Mitte einen solchen von über  $1\frac{3}{4}$  mm. Diese Verdickung auf über das Dreifache kommt dadurch zustande, daß die groben Längsbündel der Sehne teils durch quer oder circulär verlaufende Faserbündel, teils durch reichlich eingelagerte blasige Zellen auseinandergedrängt werden. Diese letzteren durchsetzen in Reihen und Nestern die Sehne ihrer ganzen Dicke nach und überziehen auch ihre plantare Oberfläche als zusammenhängendes Lager von zwei bis fünf Zelllagen (Fig. 45).

Die circulären und quer zur Längsrichtung angeordneten Faserbündel lösen sich gegen die plantare Oberfläche in feinste Bündelchen und einzelne Fibrillen auf, welche zwischen die blasigen Zellen an der freien Oberfläche einstrahlen (Fig. 45).

Die Sehne enthält in ihrem verdickten Teil auch zahlreiche stärkere Gefäße.

Diese innige Mischung von fibrösem und blasigem Gewebe muß der fertigen Sehne beim erwachsenen Tier wohl den Charakter eines einerseits zugfesten, anderseits elastischen, druckfesten Sesamknotens verleihen.

Diese eigentümlich verdickte Sehne wird nun unter der proximalen Hälfte der Mittelfalanx von einer  $5\frac{1}{2}$  mm langen, gegen den Metacarpus zu sich etwas verengernden, sehr festen sehnigen Scheide (*SR*) aufgenommen. Diese besitzt an ihrem distalen Ende eine Dicke von 150  $\mu$ , an ihrem proximalen eine solche von 480  $\mu$  und wird ausschließlich aus sich durchflechtenden sehnigen Bündeln gebildet; nur an ihrer Innenfläche besitzt sie einen Belag von blasigen Zellen in zwei bis drei Lagen. Die Faserbündel entspringen teils von der proximalen Hälfte der Mittelfalanx und ziehen in proximad geneigten Bogen auf die andre Seite, teils von der Grenze zwischen Metacarpus und Basalfalanx, welche in entgegengesetzt geneigten Bogen die ersteren unter rechtem Winkel überkreuzen. Am Median-schnitt kommt dadurch eine Schichtung zustande, indem die Wand der Sehnenscheide aus äußeren und inneren circulären, aus mittleren mehr längsverlaufenden Bündeln zusammengesetzt erscheint.

An das proximale, verdickte Ende dieser Scheide inseriert sich ein quergestreifter Muskel, *MU*. Noch weiter distalwärts zieht ein Streckmuskel, *EM*, der nahe bis an die Insertion seiner Sehne an die Endphalanx reicht. Auffallend ist die ungemein deutliche Querstreifung und geringe Dicke dieser Muskelfasern; sie messen nur 7–8  $\mu$ .

Andre Beugeschnen scheinen hier vollkommen zu fehlen; ebenso fehlen elastische Bänder und Sesamknoten.

Die ganze Einrichtung der Zehe hat einen sehr primitiven Charakter und scheint nur auf den einen Zweck zugerichtet, die Zehe zu einem wenig beweglichen, aber ungemein festen Griffhaken zu gestalten, der ja dem Tiere gestattet, die volle Leibeslast an einem Gliede hängend zu tragen. So scheint auch der Hauptzweck der starken Beugesehne die Erhaltung der Plantarflexion der sichelförmigen Kralle zu sein; dieser wird offenbar durch die nach Art eines sogenannten »Bauernfängers« wirkende Sehnenscheide mit ihren zugfesten, in entgegengesetzten, sich durchflechtenden Bogen angeordneten Sehnenbündeln, sowie durch den unmittelbaren Druck der Unterlage auf die Sehne erreicht.

Daraus dürfte sich auch die Unbeholfenheit der Tiere beim Kriechen auf der Erde erklären, wobei nach BREHM<sup>1</sup> der Fuß mit dem Außenrande aufgesetzt wird und fast nur die Handballen den Boden berühren. Eine Streckung der Endphalanx ist eben unmöglich. Ob es an den einander zugewendeten Flächen der Sehne und der Sehnenscheide zur Ausbildung von Rauigkeiten in Form von knorpelartigen Höckern oder Sperrschneiden kommt, ist an diesem Fötus nicht zu entscheiden. Ebensowenig, ob an der Oberfläche des Gelenkknorpels Einrichtungen zur leichteren Fixierung des Endgelenkes zur Entwicklung kommen. Auffällig ist es mir, daß dort, wo diese Gelenkflächen schon vollständig getrennt sind, an der Oberfläche höckerartig vorspringende Zellterritorien mit grubigen Vertiefungen stellenweise abwechseln (Fig. 46). Diese Höcker könnten, wenn sie auch am Gelenk des erwachsenen Tieres vorhanden wären, natürlich nicht die Bedeutung von Stoßballen besitzen, sondern, in entsprechende Vertiefungen an der Pfannenoberfläche eingreifend, nur die Feststellung des Krallengliedes in der Plantarflexion erhalten helfen.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel VIII—XI.

Fig. 1. „Sagittaler Längsschnitt durch den Daumen des Flügels von *Vespertilio murinus* ♀. Am Ende des Winterschlafes getötet. Fixiert in einem Gemisch von Sublimat-Formalin-Salpetersäure. Kralle abgekappt. *M*, Metacarpalknochen; *I* und *II*, Grundphalanx und Krallenglied; *K*, Kralle; *SDE*, Sesamknoten an der Insertion der Extensorsehne; *DE*, dorsales elastisches Band; *ES*, Extensorsehne; *Mu*, Muskel; *I*, Insertion der Sehne des *M. flexor pollicis*; *FS*, Sehne

<sup>1</sup> Tierleben. 2. Aufl. II. Bd. 1877. S. 489.

desselben; *SVE*, Sesamknoten-ähnliche Verdickung der Gelenkkapsel; *VE*, ventrales elastisches Band; *DL*, degenerierte Lamellenkörperchen; *VK*, ventraler, knorpelartiger Belag an der Beugesehne; *SH*, Sehnenhülle; *SR*, sehniger Ring; *DK*, dorsaler knorpeliger Belag an der Beugesehne; *SVG*, Sesamknoten an der Insertion der Sehne des *M. flexor perforatus*. Vergr. 16.

Fig. 2. Sagittaler Längsschnitt durch die Mittelzehe des Fußes von *Vespertilio murinus*. *SDM*, dorsaler Sesamknoten des Mittelgelenkes; *DE'*, dorsales elastisches Band der Grundphalanx. *VNW*, ventrale Krallenwurzel; *F*, Öffnung zum Aus- und Eintritt der Gefäße in die Endphalanx; *L*, wohlausgebildete Lamellenkörperchen; *SCH*, Sehnenscheide. Vergr. und übrige Bezeichnungen wie bei Fig. 1.

Fig. 3. Ein Teil vom plantaren Belage der Beugesehne des Daumens von der Fläche. *Vespertilio murinus*. Bei tiefer Einstellung gezeichnet, daher erscheinen die Spalten zwischen den unregelmäßigen Feldern als helle Linien. *P*, proximal; *D*, distal. Vergr. 730.

Fig. 4. Aus einem sagittalen Längsschnitt durch die Sehnenhülle *SH*, und die in derselben verlaufende Beugesehne *T*, des Daumens von *V. murinus*. Pikrinsublimat, DELAFIELDS Häm. Eosin. *Sp*, sehnige Bänder (Sperrwülste); *B*, blasiges Stützgewebe dazwischen; *IB*, intercalierte und aufgelagerte Bündel; *O*, oberflächliche Bindegewebslage; *S*, Sehnenbündel; *KB*, knorpelartiger Belag, der bei *KBE* sein zugespitztes, proximales Ende findet; *ZA*, zellfreie Oberfläche; *B'*, blasige Zellen der Tiefe; *M*, Grenzhäutchen, welches die einander zugewendeten Oberflächen der Sehnenhülle und der Sehne bedeckt. Vergr. 110.

Fig. 5. Ein Teil des plantaren Belages an der Beugesehne des Daumens von *V. murinus*. Fixiert wie in Fig. 1. *D*, distal; *P*, proximal; *H*, zungenförmige Höcker; *Sp*, Spalten zwischen denselben; *B*, blasige Zellen in der Tiefe; *B'*, solche in Rückbildung; *S*, Sehnenbündel. Vergr. 730.

Fig. 6. Distaler Teil der Beugesehne des Daumens von *Vespertilio Daubentonii*; plantare Ansicht, Formol, in Wasser liegend gezeichnet. *D*, distaler; *P*, proximaler Teil (beiläufig der Mitte der Sehne entsprechend). *RB*, Reihen blasiger Zellen zwischen den Sehnenbündeln; *KB*, zusammenhängender Belag blasiger Zellen. Vergr. 110.

Fig. 7. Ein Teil des plantaren, knorpelartigen Belages vom vorigen Objekt bei 730 facher Vergr. *Z*, Zelle; *K*, Kapsel; *ZW*, zwickelartige Stellen über tiefer gelegenen Zellen.

Fig. 8. Durch Abziehen von der plantaren Oberfläche desselben Objektes isoliertes Grenzhäutchen. *M*, das oberflächliche, feinfasrige Grenzhäutchen; *F*, tiefer gelegene, grobfasrige Sehnensubstanz; *BZ*, in derselben haften gebliebene Gruppen von blasigen Zellen; *N*, Nischen, aus denen solche herausgerissen wurden; *K*, haften gebliebene Kapseln; *K'*, zerrissene Kapseln. Vergr. 730.

Fig. 9. Daumen des Flügels von *V. Daubentonii* nach Entfernung sämtlicher Weichteile bis auf die Sehnenhülle *SH*, die mit der Grundphalanx *PH* fest verwachsen ist. *K*, Endphalanx (abgeschnitten). Der Pfeil zeigt die Achsenrichtung oder Führungslinie der Sehnenhülle an; die punktierte Linie den Verlauf der Beugesehne bis zur Hülse. Vergr. 16 $\frac{1}{2}$ .

Fig. 10. Proximale Hälfte der Sehnenhülle des vorigen Objektes von der Außenfläche gesehen bei 165 facher Vergr. *K*, Periost des Knochens; *Sp'*, dreieckig verbreiteter Ursprung der Sehnenbündel, welche in distal geneigten Bogen rippenartig, *Sp*, in der Wand der Sehnenhülle verlaufen; *SF*, das blasige Zwischengewebe zwischen den sehnigen Bogen von der Fläche.

Fig. 11. Ein Teil der Sehnenhülse des Daumens von *V. Daubentonii* (Formol) von der Innenfläche gesehen. *R*, freier, proximad geneigter Rand der sehnigen Bogen (Sperrschneiden). Vergr. 110.

Fig. 12. Sagittaler Längsschnitt durch die Sehnenhülse *V* und die gegenüberliegende Oberfläche der Beugesehne *T* des Flügeldaumens von *V. Daubentonii*. Formol. DELAFLIELDS Häm. Eosin. *Sp*, vorspringende Sperrschneide; *sp*, Spalt an ihrer proximalen Seite; *Z*, Zellen derselben; *O*, oberflächliche Faserbündel; *F*, Fettzelle zwischen den blasigen Zellen *B*. *B'*, in Umwandlung begriffene blasige Zelle; *L*, Eindruck einer Sperrschneide in die zelllose Oberfläche der Sehne (*ZL*); *S*, Sehnenbündel. Vergr. 405.

Fig. 13. Schräger Querschnitt durch Grundphalanx *PH* und Sehnenhülse des Flügeldaumens von *Vesperugo pipistrellus*. Formol. *M*, Markraum; *Sp'*, dreieckig verbreiteter Ansatz der Sehnenhülse am Knochen; *VK*, verkalkte Zone der circulären Faserbündel; *LB*, Sehne des *M. flexor perforans et perforatus*; *SH*, Lichtung der Sehnenhülse; *O*, oberflächliche Faserbündel; *O*, blasige Stützzellen; *Sp*, zellenlose Sperrschneide. Vergr. 110.

Fig. 14. Aus einem sagittalen Längsschnitt durch die Sehnenhülse *V* und die plantare Sehnenoberfläche *T* der Mittelzehe von *Vespertilio mystacinus*. Alkohol. *a* und *b* verdämmernde blasige Zellen. Vergr. und übrige Bezeichnungen wie Fig. 12.

Fig. 15. Ein analoger Schnitt von *Vesperugo noctula*. Pikrinsublimat. DELAFLIELDS Häm. Eosin. *c*, stark gefärbte Kapseln blasiger Zellen. Vergr. 405.

Fig. 16. Ein analoger Schnitt von *Rhinolophus ferrum equinum*. MÜLLER-Formol. In proximaler Richtung wird der Schnitt etwas schräg; daher auch die Sperrschneiden *Z'* etwas schräg getroffen; *Z*, Sperrschneiden im Querschnitt; *B'*, blasige Zellen an ihrer distalen Seite; *ZL*, zellfreie, zerfaserte Oberfläche des Sehnenbelages; *B*, blasige Zellen in der Tiefe. Vergr. 110.

Fig. 17. Ein Teil des plantaren Sehnenbelages, Mittelzehe von *Taphozous mediventris*, von der Fläche. *D*, distad; *P*, proximad. Vergr. 730.

Fig. 18. Ein Teil der Sehnenhülse desselben Objektes von der Innenfläche gesehen. *R*, Rand der Sperrschneiden; *Sp*, distad gerichteter Abhang der Sperrschneiden; *ZW*, Zwischenräume zwischen den Sperrschneiden. Vergr. 110.

Fig. 19. Ein Teil des plantaren Belages der Sehne des Flexor pollicis desselben Tieres im sagittalen Längsschnitt. *H*, fibröse, zellenlose Höcker, bei *H'* einer offenbar durch Eingreifen der Sperrschneiden umgebogen; *M*, Grenzhäutchen; *V*, Verbindungszone mit der Sehne; *S*, Sehnenbündel; *B*, schwach entwickelte blasige Zellen. Vergr. 730.

Fig. 20. Eine Sperrschneide aus der Sehnenhülse des Daumens desselben Tieres am Querschnitt. *S*, Kuppe der Sperrschneide; *M*, Grenzhäutchen, teilweise von der Fläche gesehen; *BZ*, blasige Zellen am distalen Abhang der Sperrschneiden; *BZ'*, solche im dichten fibrösen Gewebe; *L*, lockeres Gewebe an der proximalen Basis der Sperrschneide; *a*, blasige Zelle in Umwandlung; *O* oberflächliche, zellreiche Lage. Vergr. 730.

Fig. 21. Ein Teil des plantaren Sehnenbelages, Mittelzehe von *Rhinopoma mikrophyllum*, von der Fläche. *D*, distad; *P*, proximad; *M*, entspricht etwa der Mittellinie; *A*, gegen den rechten Außenrand. Vergr. 730.

Fig. 22. Aus einem sagittalen Längsschnitte durch den Daumen desselben Tieres. *T*, plantarer Teil der langen Beugesehne; *SH*, zugehörige Sehnenhülse, die hier mit der Haut (*C*, Corium; *E*, Epidermis) verwachsen ist. *Z*, zahnartige Sperrschneiden; *B'*, blasige Zellen an ihrem distalen Abhang; *M*, Grenzhäutchen; *H*, halbkugelige, gestielte Höcker an der Sehnenoberfläche; *H'*, besonders lang-

gestielte und vorragende solche Höcker; *B*, blasige Zellen in der Tiefe; *S*, Sehnenbündel. Vergr. 110.

Fig. 23. Drei Sehnenhöcker desselben Objektes bei starker Vergr. (730). *H*, zweikerniger Höcker; *H'*, zellenloser, zungenförmiger Höcker; *Sp*, Spalt zwischen beiden; *B*, blasige Zelle in der Tiefe; *S*, Sehnenfasern; *P*, proximal; *D*, distal.

Fig. 24. Ein Teil des plantaren Belages an der Beugesehne des Flügeldaumens von *Pteropus*. Alkohol. Rechts die Zellterritorien *ZT*, durch die Präparation gelockert; zwischen ihnen die faserige Sehnensubstanz *F* sichtbar. Links die Territorien in natürlichem Zusammenhang; *ZT*, große, *zt*, kleine Territorien. Vergr. 110.

Fig. 25. Sehnnenscheide *V* und Beugesehne *T* desselben Objektes im sagittalen Längsschnitt. *Z*, zellfreie Kuppe der umgelegten Sperrschneide; *M*, faserige Mitte derselben mit kleinen blasigen Zellen; *L*, lockeres, lamelläres Gewebe an der distalen Wurzel der Sperrschneide; *Sp*, Spalt zwischen letzterer und der Kuppe der vorhergehenden Sperrschneide, bzw. zwischen den Sehnenhöckern; *B*, die circulären Faserbündel der Sehnnenscheide quer getroffen; *LA*, lamelläres Gewebe an der Oberfläche der Sehnnenscheide zur Verbindung mit der Haut; *H*, Sehnenhöcker, bei *H'* einer tangential getroffen, scheinbar zellfrei; *VZ*, blasige Zellen an der Basis der Höcker; *SB*, Sehnenbündel. Vergr. 110.

Fig. 26. Ein Teil des mittleren Interphalangealgelenkes (vordere Mittelzehe) von *Sciurus vulgaris* am sagittalen Längsschnitt. Formol, Hämäl., Eosin. *P*, Pfanne; *K*, Gelenkkopf; *Kn*, Knochen; *FK*, Knorpel mit deutlich faseriger, *HK*, mit hyaliner Grundsubstanz; *H*, dichtgedrängte Höcker; *H'*, isoliert stehender Höcker; *h*, ausgefranzter Höcker; *GSp*, Gelenkspalt; *M*, Grenzmembran. Vergr. 110.

Fig. 27. Knorpel der Gelenkpfanne von *Phalanx I* desselben Objektes bei 730facher Vergr. *H*, Knorpelhöcker; *F*, aufgefaserter Rest eines solchen; *HZ*, stark basophiler Zellhof; *BZ*, Zelle der Oberflächenzone; *KZ*, Zelle der faserigen Zone.

Fig. 28. Knorpel des Gelenkkopfes, Metacarpus desselben Objektes, dieselbe Vergr. *T*, höckerförmig vorspringendes Zellterritorium; *Sp*, Spalt zwischen zwei benachbarten solchen, in den sich das Grenzhäutchen einsenkt; *H*, Zellhof; *K*, Kapsel; *Z*, Zelleib; *I*, interterritoriale Substanz.

Fig. 29. Durch einen Flachschnitt keilförmig abgetragene Oberflächenpartie des Gelenkknorpels eines Interphalangealgelenkes von *Sciurus vulgaris*. Formol. Vergr. 730. *Z*, Zellkörper; *H*, Höcker aus Knorpelsubstanz, halbkugelförmig über die Oberfläche emporragend; *H'*, gekappte Kuppen solcher Höcker; *M*, Grenzhäutchen an der Oberfläche derselben; der Schnitt fällt von oben, *R*, gegen unten, *S*, stark ab.

Fig. 30 *a* und *b*. Knorpelhöcker desselben Objektes mit in Rückbildung befindlichen Zellen am senkrechten Durchschnitt. *K*, Kapsel; *KR*, Kernrest in einer stark geschwundenen Zelle; *ZR*, Zellrest. Vergr. 730.

Fig. 31. Eine Gruppe blasiger Stützellen von der dorsalen Partie der tiefen Beugesehne von *Sciurus* aus der Gegend des Grundgelenkes (vgl. Fig. 39 *SP*). Formol. *K*, zu einfachen Scheidewänden verschmolzene Kapseln; *LB*, längs-, *QB*, quergetroffene Sehnenbündel. Vergr. 730.

Fig. 32. Blasiges Stützgewebe aus dem metacarpophalangealen Sesamknoten der Sehne des *M. flexor perforans et perforatus* (vgl. Fig. 39 *SP*); dasselbe Objekt, dieselbe Vergr. Das Bindegewebe *B* auf dünne Züge verdrängt, die noch hier und da eigene Kerne *BK* besitzen; *K*, wie oben.

Fig. 33. Durch einen tangentialen Schnitt fast quer getroffene Einstrahlung von Gelenkkapselfasern nahe der überknorpelten Oberfläche des metacarpophalangealen Sesamknochen. Mittlere Vorderzehe von *Sciurus*. Formol. *F*, schräg und quer getroffene Faserbündel; *Z*, blasige Zellen; *K*, Kapsel; *H*, Zellhof. Vergr. 730.

Fig. 34. Der Sehnenring *SR* an einer Vorderzehe von *Myoxus intermedius*, von der alle Weichteile entfernt wurden. *T*, Rauigkeiten am Knochenansatz des Ringes; *I*, *II*, *III*, 1.—3. Phalanx; *M*, Metacarpus. Nicht ganz  $8\frac{1}{2}$ fach.

Fig. 35. Sagittaler Durchschnitt durch den Sesamknoten im distalen Teil der langen Beugesehne der mittleren Vorderzehe von *Myoxus* (vgl. Fig. 40 *KK* und *DK*). Pikrinsäure. *K*, dorsale, überknorpelte Oberfläche mit Höckern *H*; *Kn*, hyalinknorpeliger Kern; *F*, Faserbündel der Sehne mit Reihen blasiger Zellen. Vergr. 110.

Fig. 36. Durch einen Tangentialschnitt abgekappte Knorpelhöcker von der freien Oberfläche *K* des vorigen Objektes. *Z*, von der Wandung der Höhle retrahierter Zellkörper; *KH*, Knorpelzellhöhle; *H*, hyaliner Hof; *M*, Grenzflächen-grenzhäutchen im Profil; *M'*, von der Fläche; *DZ*, verdämmernde Zelle. Vergr. 730.

Fig. 37. Flachschnitt durch die oberflächlichste Lage des Gelenkknorpels eines Interphalangealgelenkes von *Myoxus*. *ZT*, einfaches Zellterritorium; *Z*, Zelle; *K*, Kapsel; *H*, Zellhof; *M*, Grenzhäutchen im Querschnitt; *M'*, von der Fläche getroffen und deutlich faserig; *IT*, interterritoriale Substanz; *ZT'*, doppelzelliges Territorium in Teilung begriffen; *ZT''*, zweigeteiltes Territorium mit gemeinsamer Umhüllung; *DZ* und *DZ'*, Zellen in verschiedenen Stadien der Umbildung in Grundsubstanz; *S*, sichelförmiger Rest einer Zelle; *T'*, abgekappte Kuppen von Knorpelhöckern. Pikrinsäure, DELAFIELDS Häm. Eosin. Vergr. 730.

Fig. 38. Schema zur Erläuterung des automatischen Aufhänge-Mechanismus an den Zehen der Fledermäuse. *U*, Unterstützungs- oder Aufhängepunkt; *K*, Krallen; *PH*, Grundphalanx; *PS*, lange Beugesehne; die dunkler roten Stellen deuten den Belag aus blasigem Stützgewebe an; *SH*, Sehnenhülle mit ihren Rippen; *Z*, die aufgestellten Rippen im optischen Längsschnitt; *VE*, ventrales, *DE*, dorsales elastisches Band; *KG*, Körpergewicht.

Fig. 39. Medianer Längsschnitt durch die gestreckte Mittelzehe des Vorderfußes von *Sciurus vulgaris*. Formol. Nicht ganz  $7\frac{1}{2}$ fach. In dieser und den folgenden Figuren bedeutet rot fibröses, blau elastisches Gewebe, gelb blasiges Stützgewebe, grau und schwarz, je nach dem Knochen oder Knorpel. *M*, Metakarpalknochen; *I*, *II*, *III*, 1.—3. Phalanx; *I*, Insertion der langen Beugesehne *PS*; *S*<sup>1</sup>, Sesamknoten an der dorsalen Fläche der letzteren; *SVE*, plantarer Sesamknochen des Endgelenkes; *VE*, ventrales, elastisches Band; *S*<sup>2</sup>, dorsale, *S*<sup>3</sup>, ventrale Auflagerung von blasigem Stützgewebe; *SVM*, ventraler Sesamknoten an der Insertion der Sehne des *M. perforans et perforatus* *PPS*; *SR*, Sehnenring; *S*<sup>4</sup>, dorsaler Belag von blasigem Stützgewebe im Bereich des Grundgelenkes, bei *s*<sup>4</sup> auf die Vorderfläche der langen Beugesehne übergreifend; *DB*, Sohlenballen; *FP*, Sehne des *M. flexor perforatus*; *SP*, proximaler Sesamknoten der Sehne des *M. flexor perforans et perforatus*; *SVG*, Sesamknochen des Grundgelenkes; *K*, Krallenwurzel; *NB*, Krallenbett; *SDE*, blasige Zellen an der Insertion der Strecksehne *ES*; *DE*, dorsales, elastisches Band; *SDM*, dorsaler Sesamknoten des Mittelgelenkes.

Fig. 40. Medianer Längsschnitt durch die Mittelzehe des Vorderfußes von *Myoxus intermedius*. Pikrinsäure; nicht ganz  $8\frac{1}{2}$ fach. *K*, überknorpelte Insertion der Strecksehne; *KK*, Knorpelkern in der dorsalen Auflagerung blasigen

Stützgewebes  $S^2$ ;  $DK$ , überknorpelte, höckerige Oberfläche derselben. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 39.

Fig. 41. Tangentialer Längsschnitt durch die Mittelzehe der rechten vorderen Extremität von *Trichosurus vulpecula*. Formol. Vergr. 5. Alles weggelassen, bis auf die Sehnenringe und Knochen.  $T^1$  und  $T^2$ , Knochenrauhigkeiten, an denen die Sehnenringe  $SR^1$  und  $SR^2$  entspringen.

Fig. 42. Medianschnitt durch das vorige Objekt. Dieselbe Vergr. s, blasige Zellen an der Innenfläche der Gelenkkapsel;  $i$ , Insertion der Sehne des M. perforatus et perforans;  $a$  und  $b$ , Auflagerungen blasiger Stützzellen an der plantaren und dorsalen Fläche der Perforans-Perforatus-Sehne. Sonstige Bezeichnungen wie bei Fig. 39.

Fig. 43. Eine Gruppe blasiger Stützzellen aus der Auflagerung  $b$  der vorigen Figur bei 730facher Vergr.  $B$ , Bindegewebsbündel;  $K$ , Kapsel;  $KR$ , Kern;  $P$ , verdichtete Protoplasmapartie im Zellkörper.

Fig. 44. Medianschnitt durch den Mittelfinger der rechten vorderen Extremität eines Fötus von *Bradypus cuculliger* (22 cm von der höchsten Scheitel-erhebung bis zur Schwanzspitze über den Rücken gemessen). Alkohol. Violett quergestreifte Muskeln, die andern Farben und Vergr. wie Fig. 41.  $E$ , Epidermis, größtenteils entfernt;  $F$ , Fettgewebe;  $MU$ , Muskel, dessen längsverlaufende Fasern am proximalen Rande der fibrösen Sehnenscheide  $SR$  inserieren;  $K$ , Krallen (nach einer vor der Anfertigung der Schnitte gemachten Umrißzeichnung ergänzt);  $i$ , Insertion der Strecksehne;  $EM$ , Streckmuskel;  $Sp$ , Andeutung der Spaltbildung zwischen der verkümmerten Grundphalanx  $I$ , welche noch mit dem Metacarpalknochen  $M$  verschmolzen erscheint.

Fig. 45. Belag von blasigem Stützgewebe an der plantaren Oberfläche der Fingerbeugesehne des vorigen Objektes.  $O$ , abgeplattete, oberflächliche Zellen;  $S$ , Sehnenbündel. Vergr. 730.

Fig. 46. Aus einem senkrechten Durchschnitt durch den mittleren Teil des Gelenkkopfknorpels vom Endgelenk der mittleren Vorderzehe. *Bradypus*. Alkohol. DELAFIELDS Häm. Eosin.  $H$ ,  $H$ , frei über die Oberfläche in die Gelenkhöhle ragende Knorpelhöcker. Vergr. 405.



# Der Kopfbau bei *Culex* und *Anopheles*.

Von

Prof. N. Kulagin

aus Moskau.

Mit Tafel XII—XIV.

In letzter Zeit habe ich mich mit der Erforschung des Kopfbaues und der Mundteile der Mücken *Culex* und *Anopheles* viel beschäftigt. Von außen betrachtet, kann der Kopf der Mücken *Culex* und *Anopheles* in drei Teile geteilt werden: den vorderen, der sich vor den Augen befindet (Fig. 1), den mittleren, der an den Seiten von den Augen begrenzt wird (Fig. 1 *m*) und den hinteren, der hinter den Augen liegt (Fig. 1 *h*).

Der vordere Teil hat die Form eines von den Seiten zusammengedrückten, mit der Spitze nach vorn gerichteten abgestumpften Kegels (Fig. 1 und 2). An dem vorderen Drittel des genannten Teils sind die Seiten im oberen Teile mehr zusammengedrückt, als im unteren. Die beschriebene Form des vorderen Teils kann am besten durch die Serie der Abbildungen verdeutlicht werden, die den Querschnitt des Kopfes von *Anopheles* darstellen. Die dritte Abbildung zeigt den Querschnitt durch das hintere Ende des vorderen Teils, Fig. 4 durch die Mitte, und Fig. 5 durch das vordere Ende.

Im einzelnen ist der Bau des vorderen Teils bei *Anopheles* folgender: Oben am Kopfe vor den Augen, gegen die Ventralfläche geneigt, liegt die Stirn, deren Ränder nach den Seiten des Kopfes hin gebogen sind. Die Form der Stirn im ganzen ist durch die Fig. 7 *st*, und das Verhältnis derselben zu den Seitenflächen des Kopfes durch die Fig. 3—5 dargestellt, die den Querdurchschnitt des Kopfes zeigen. Auf den angegebenen Abbildungen wird die obere Stirnfläche durch *st* und die Seitenflächen durch *st*<sub>1</sub> bezeichnet. An dem hinteren Stirnende, an die Augen grenzend, sitzen die Antennen (Fig. 7 *ant*).

Das vordere Stirnende ist, wie Fig. 9 *st.v* zeigt, schmaler, als der hintere (*st.h*) und ist wie abgehauen. Vom vorderen Stirnende gehen auf die Seiten des Kopfes, nach unten zu, zwei Loben, die den unmittelbaren Fortsatz der Stirn vorstellen (Fig. 7 *st*). Das Chitin auf der Stirn (Fig. 5 *st*) ist mehr oder minder pigmentiert und dick. Die oben erwähnten Loben bestehen, wie dieselbe Figur zeigt (*sf*), aus hellerer, dünnerer Chitinhaut. An den Seiten des Kopfes liegen die Wangen (Fig. 7 *gn*). Der obere Rand der Wangen grenzt an die Stirn und der untere an das Kinn. An dem hinteren Drittel des vorderen Teils ist die Grenze zwischen Stirn und Wangen nicht deutlich zu sehen und namentlich geht die Chitinhaut der Stirn unmittelbar zur Chitinhaut der Wangen über. Der Unterschied zwischen der Stirn und den Wangen besteht darin, daß das Chitin, das die Wangen bekleidet, je näher zum Kinn, desto dünner wird. Die Färbung der Wangen ist blässer als die der Stirn. Das gegenseitige Verhältnis der Stirn zu den Wangen in diesem Abteil des vorderen Kopfteils ist auf der Fig. 3 *st, gn* zu sehen. In dem mittleren Vorderende sind die Wangen mehr oder weniger von der Stirn abgegrenzt. Das Chitin, das in dem angegebenen Teil die Wangen bekleidet, ist dünn, zart und hell gefärbt. Die Grenze zwischen Stirn und Wangen ist auf den Fig. 2, 3 und 4 zu sehen. Wie Fig. 3 und 4 zeigen, die den Querschnitt des Kopfes darstellen, ist die Stirn hier schmaler und nach den Seiten zu gebogen (*st*). Die Grenze zwischen Stirn und Wangen erscheint als Furche. Die Furche geht längs der Seitenfläche des Kopfes, schräg vom hinteren zum vorderen Ende. Das vordere Ende der Furche ist dem Kinne näher, als das hintere. Die Lage der angegebenen Furche ist auf der Fig. 7 *gr* zu sehen. Im vorderen Teil sind die Wangen von den obenerwähnten Loben bedeckt, die von der Stirn ausgehen (Fig. 7 *sf*). Der untere Teil der Wange geht an gegebener Stelle unmittelbar in die Basis der Taster über. Die Fig. 8 *pm*, 3 Objektiv, 2 Ocular, Mikroskop LEITZ illustriert das Gesagte: Die Lage der Tasterbasis ist, wenn das Köpfchen unter der Lupe betrachtet wird, auf Fig. 7 *pm* zu sehen. Fig. 10 *pm* stellt den Querschnitt dieses Wangenteils vor. Die Zeichnung ist nach einem etwas schiefen Präparate gemacht, deshalb sieht man hier von der linken Seite die Tasterbasis, die von den angegebenen Loben der Stirn und dem Kinn nicht abgesondert ist; von der rechten Seite erscheinen die Taster an den Seiten der Wangen liegend. Die linke Seite der Abbildung liegt von der Mundöffnung weiter, als die rechte. An der Wange entlang geht, näher zum Kinne, ein Chitinstäbchen.

Wie Fig. 7 zeigt, liegt das Stäbchen schräg. Das hintere Ende desselben beginnt fast an dem seitlichen Vorderteil der Augen, worauf es sich dann etwas nach oben richtet, gegen das untere Ende der oben erwähnten lobenartigen Stirnfortsätze zu (Fig. 7 *sf*). An dem Querschnitt durch den vorderen Kopfteil ist deutlich zu sehen, daß das zu beschreibende Chitinstäbchen eine Biegung nach dem Inneren des Kopfes der Chitinhaut, welche die Wangen bedeckt, vorstellt und ist eine Art Kämmchen (*Crista*), das sich auf der Innenfläche der Wangen hinzieht. Dieses Stäbchen will ich Längsstäbchen nennen. An das obere und vordere Ende des Längsstäbchens stößt ein zweites Stäbchen, das Querstäbchen genannt werden kann (Fig. 7  $S_1$ ). Es geht, wie auf der angegebenen Abbildung zu sehen ist, mit dem Längsstäbchen einen stumpfen Winkel bildend, längs dem Vorderrande der Wangen schräg nach vorn und nach unten zu (Fig. 5  $S_1$ ). Das untere Ende des Querstäbchens dient dem Oberkiefer als Basis; das obere Ende erhebt sich etwas nach hinten zu über dem Querstäbchen. Von der Seite betrachtet, ist an dem Köpfchen der *Anopheles* das Querstäbchen von der Tasterbasis verdeckt und um es zu sehen muß die Tasterbasis zum Kinne hingeschoben werden. Fig. 7  $S_1$  stellt das Köpfchen in beschriebener Lage dar. Auf Fig. 8, die ein Oberflächenpräparat des Seitenteiles des Kopfes darstellt, sieht man das Verhältnis des einen Stäbchens zum andern, des Längsstäbchens *S* zum Querstäbchen  $S_1$ .

Das Kinn der *Anopheles* besteht aus einem dünnen, zarten, gleichartigen Chitin. Wenn das Köpfchen durch die Lupe betrachtet wird, schimmern durch das Chitin die Stäbchen des Chitingerüsts des Kopfes, die von der Nackenöffnung zur Basis des Unterkiefers gehen. Das Chitin des Kinnes geht unmittelbar zur Basis der Unterlippe über. Die Grenze zwischen der letzteren und dem Kinne wird durch eine Falte ausgedrückt, die quer über die untere Kopffläche geht.

An der vorderen Kopffläche der *Anopheles* sieht man folgende Struktur: vom vorderen Stirnrande liegt, im geraden Winkel zur Ventralseite, ein Schildchen (*Clypeus*), das eine längliche, viereckige Lamelle bildet. Die äußere Oberfläche des Schildchens ist auf der Vorderseite etwas konvex (Fig. 7 und 9 *cl*). Zwischen den Rändern des Schildchens und den Vorderrändern der oben beschriebenen lobenartigen Seitenanhänge der Stirn ist das Chitin sehr zart, dünn und hell (Fig. 7 und 9 *ch*). Vom oberen Ende des Schildchens gehen von jeder Seite desselben, nach dem Innern des Kopfes, unter der Stirn, parallel der Länge der letzteren und den Wangenseiten zwei zuge-

spitzte Fortsätze. Ihre mit dem Schildchen verschmolzene Basis ist breit und aus stärkerem Chitin; die freien, sich allmählich verjüngenden Enden, die ins Innere des Kopfes dringen, sind spitz und gegen den unteren Teil des Kopfes etwas gebogen. Die Länge dieser Fortsätze ist fast um die Hälfte kürzer als die Stirn. Das Schildchen (*cl*) und die beschriebenen Fortsätze sind in Fig. 11 dargestellt. Das Verhältnis dieser Fortsätze zu den Rändern des Kopfes ist auf der Fig. 5 zu sehen, die den Querschnitt durch den vorderen Kopfteil zeigt. Diese Leisten entsprechen wahrscheinlich den kammähnlichen Erhabenheiten, den sog. *Laminae frontalis* anderer Insekten, wie z. B. der Ameisen.

Die Kopfstruktur der *Culex pipiens* gleicht im allgemeinen derjenigen der *Anopheles*. In Fig. 2 (die Bezeichnung der Buchstaben ist die nämliche, wie auf den vorhergehenden Abbildungen) sieht man die Lage der Stirn, der Wangen und der Furche, die die Stirn von den Wangen scheidet. Die kleine Furche besteht aus zartem, dünnem Chitin, weshalb sie in einigen Querschnitten ein faltiges Aussehen hat. Das Schildchen der *Culex pipiens* ist im Vergleich zum Kopfe, im allgemeinen breiter als bei den *Anopheles*, so daß die Entfernung zwischen den Seitenrändern des Schildchens und den Stirnfortsätzen, die sich auf die Seiten des Kopfes senken (wie bei den *Anopheles*), sehr unbedeutend ist. Dieselbe ist, wie bei den *Anopheles*, von dünnem, zartem Chitin überzogen. Das Verhältnis des unteren Kopfteils, des Kinnes (*k*) zur Unterlippe (*lb*) ist auf Fig. 6 zu sehen.

Die Mundwerkzeuge der Mücken *Culex pipiens* und *Anopheles* bestehen aus folgenden Teilen: Oberlippe, Epipharynx, Hypopharynx, einem Paar Oberkiefer, einem Paar Unterkiefer mit den Tastern und der Unterlippe. Am ausführlichsten ist der Mundapparat der *Culex pipiens* erforscht. Die in betreff dieser Frage in der Literatur gebotenen Data, die ich in meiner letzten Arbeit besprochen habe, ergaben folgendes Resultat. Die einen der Autoren, F. MEINERT und DIMMOCK, beschreiben den Rüssel der Mücken als aus zwei Paar Kiefern (dem oberen und unteren), der Ober- und Unterlippe und dem Hypopharynx bestehend. In betreff des Epipharynx weisen sie darauf hin, daß sie mit der Oberlippe fest verwachsen ist. BECKER beschreibt die Mundwerkzeuge so wie MEINERT und DIMMOCK, erwähnt jedoch gar nicht die Existenz des Epipharynx. Nach GILES ist der Hypopharynx röhrenförmig und liegt in einer kleinen Furche der Unterlippe. Die Anzahl der Mundteile ist dieselbe, die MEINERT und DIMMOCK angeben. In der letzten Arbeit über diese Frage von

WALTER WESCHE sind (Fig. 1) die Ober- und die Unterlippe, der Ober- und der Unterkiefer mit den Tastern und der Hypopharynx aufgezeichnet. Der Epipharynx wird vom Autor nicht erwähnt. Diese Meinungsverschiedenheit in der Erforschung der Mundwerkzeuge der *Culex pipiens* ist, wie mir scheint, dadurch zu erklären, daß bisher diese Untersuchungen fast ausschließlich nach Oberflächenpräparaten gemacht wurden. Im gegebenen Falle habe ich zum ersten Male die Methode der Durchschnitte angewandt. Es ist wahr, DIMMOCK gibt Abbildungen der Durchschnitte, aber sie erscheinen unzweifelhaft schematisch. Der Autor selbst schreibt in betreff dieser Frage folgendes: »Die Bestimmung der Lage des Hypopharynx, des Ober- und Unterkiefers, ist an den Durchschnitten schwierig, infolge ihrer Kleinheit und Durchsichtigkeit, als auch weil sie fest miteinander verwickelt sind, viel fester, als es auf Fig. 8 dargestellt ist. Ihre Lage habe ich folgenderweise definiert: Der Durchschnitt des Rüssels in Paraffin wird aufs Mikroskop, auf den Objektträger gelegt, der von einem Deckgläschen bedeckt ist, und auf diejenige Seite des Deckgläschens, wohin die Oberlippe gerichtet ist, kommt ein Stückchen Fließpapier. Dann lasse ich, nachdem ich diese Teile unter dem Mikroskop untersucht habe, unter das Deckgläschen, von der Seite, die derjenigen mit dem Fließpapier entgegengesetzt ist, Terpentin herein und setze damit fort, bis das Papier an der andern Seite anfängt es aufzusaugen. Das Terpentin ist es, das im Gesichtsfeld das Labrum, den Epipharynx, den Hypopharynx usw. voneinander scheidet.« Hierauf weist derselbe Autor in bezug auf die Erforschung der Oberflächenpräparate der Mundwerkzeuge darauf hin, daß die Lage der Mundteile durch das Zerdrücken des Köpfchens des *Culex* zwischen den beiden Gläsern des Mikroskops definiert werden kann. Das Experiment hat gezeigt, sagt er, daß mit Ausnahme eines von 20 Fällen die Teile sich so lagern, wie es vom Autor Fig. 1 seiner Abbildungen dargestellt ist.

Ich meine, die angeführte Beschreibung der Erforschungsmethode spricht dafür, daß die von DIMMOCK gegebenen Abbildungen bei weitem nicht als der genaue Abdruck der Präparate erscheinen, und daher der Wirklichkeit nicht ganz entsprechen. Der Vergleich von DIMMOCKS Abbildungen mit den meinigen, die ich nach Präparaten ausgeführt, bestätigt, wie wir unten sehen werden, das Gesagte.

Die Lage der Mundwerkzeuge im Verhältnis zu den oben genannten Kopfteilen ist bei den *Anopheles bifurcatus* folgende: die Oberlippe hat das Aussehen einer Lamelle, die sich zum Vorderende

allmählich zuspitzt. Die Basis der Oberlippe geht unmittelbar in ein rechtwinkelig zu ihr stehendes Schildchen (Clypeus) über. Die Grenzen der Lippe und des Schildchens werden durch eine kleine Furche bezeichnet, die von dünnerem und durchsichtigerem Chitin überzogen ist, als das Schildchen und die Lippe. Die obere Lippenfläche ist leicht gewölbt. Die Breite derselben ist geringer als der darunter liegende Epipharynx, wie auf der Fig. 12 zu sehen ist, die einen Querschnitt durch die Mundwerkzeuge unweit ihrer Basis zeigt. Unter der Oberlippe liegt unmittelbar der Epipharynx. Er erscheint als der gerade Fortsatz der Pharynxwand. Die Grenze zwischen beiden wird durch eine kleine Furche bezeichnet. Ihrer Form nach erscheint der Epipharynx als stark gewölbte Rinne, deren gewölbte Seite den unmittelbaren Fortsatz der oberen Pharynxwand bildet. Die Oberlippe umfaßt mit ihrer konkaven Oberfläche die konvexe Seite des Epipharynx so fest, daß es nicht immer möglich ist, sie voneinander zu scheiden, ohne sie zu zerbrechen.

Der Bau der Oberlippe und des Epipharynx der *Culex pipiens* ist denen der *Anopheles* gleich.

Der Unterschied zwischen DIMMOCKS und meiner Beschreibung der Oberlippe und des Epipharynx ergibt folgendes: DIMMOCK betrachtet, wie oben erwähnt, die Oberlippe und den Epipharynx als ein Organ, das er Labrum-Epipharynx nennt. In bezug auf die Verbindung dieser zwei Anhänge sagt er, daß die Oberlippe mit ihrer konkaven Oberfläche die konvexe Seite des Epipharynx umfaßt, daß sie ihr angepaßt ist, aber daß sie miteinander so schwach verbunden sind, daß sie bei Anwendung von Ätzkali sich sogleich voneinander lösen (wieh it is so lightly attached that they readily separate by application of caustic potash). An meinen Präparaten sieht man im Gegenteil, daß die Oberlippe über dem Epipharynx liegt und daß so eine Umfassung des Epipharynx wie DIMMOCK sie am Oberflächenpräparat, Fig. 6 d, darstellt, nicht existiert. Im gegebenen Falle erklärt sich der Unterschied dadurch, daß DIMMOCK es mit einem Oberflächenpräparat zu tun hatte. Auf seinen Fig. 7 und 8, die das Schema der Durchschnitte darstellen, sieht man, daß die Oberlippe über dem Epipharynx liegt, wie ich es beschrieben habe. Weiter sehe ich nicht die Notwendigkeit ein, die Oberlippe und den Epipharynx als ein Organ zu betrachten. Der Hinweis darauf, daß sie nur bei Anwendung von Ätzkali voneinander scheiden, ist nicht ganz richtig. Bei einer eben getöteten Mücke können sie ganz ohne Ätzkali mit Leichtigkeit voneinander gelöst

werden. Bei Spiritusexemplaren hilft in der Tat Ätzkali zur Trennung dieser Teile, doch auch hier ist es nicht unumgänglich. Die Existenz einer eignen Muskulatur der Oberlippe und des Epipharynx zeugt anderseits, wie wir unten sehen werden, zweifellos für deren selbständige Rolle.

Die Oberkiefer von *Anopheles* sind mit dem unteren Ende des oben erwähnten Querstäbchens des Chitingerüsts (Fig. 7, 8 *S*<sub>1</sub>) verbunden. Das bezeichnete Stäbchen dringt mit seinem unteren Ende in die Vertiefung, die sich an der Basis des Kiefers befindet (Fig. 14 *S*<sub>1</sub>, *md*). Die Oberkiefer sind an ihrer Basis mehr oder minder breit, dann aber, zum freien Ende immer schmaler werdend, bekommen sie das Aussehen eines Nadelchens. Die Innenseite der Kiefer ist schwach rinnenartig; mit ihrer konkaven Oberfläche grenzen sie an die Seitenwände des Epipharynx. Das Chitin, das die Kiefer bekleidet, ist an der Basis derselben dicker und von dunkler Färbung, am freien Ende dagegen zarter und hellgelb. Im Innern der Kiefer, auf  $\frac{1}{3}$  der Länge derselben, von der Basis gerechnet, sind Zellen mit groben Kernen (Fig. 13 *md*) deutlich zu sehen; die Zellengrenzen sind nicht genau zu unterscheiden; vor den eben erwähnten Zellen im Innern der Kiefer bemerkt man protoplasmatische Fäserchen, die, wie es scheint, Anhänge der gegebenen Zellen bilden (Fig. 13 *str*). Das vordere Ende der Kiefer besteht durchweg aus Chitin. Dieselbe Einrichtung der Oberkiefer wie die *Anopheles* haben auch die *Culex pipiens*. Der ganze Unterschied geht darauf aus, daß die Stäbchen des Chitinskeletts, die dem Oberkiefer als Stütze dienen, bei *Culex pipiens* sehr schwach entwickelt sind, besonders das von mir oben »Längsstäbchen« genannte. Das Querstäbchen stellt eine leistenartige Verdickung des Kopfchitins vor. Dann fehlen auch die Zellen im Innern der Oberkiefer, die durchweg chitinartig sind. DIMMOCK hat die Verbindung der Oberkiefer mit dem Gehirnkasten nicht untersucht.

»An der Rüsselbasis«, sagt er, »haben die Oberkiefer, wie es scheint, keine Muskelbefestigung, sondern liegen einfach unter einem Bindegewebe, hinter dem Pharynx, über den Unterkiefern.« Der Hypopharynx dient als unmittelbarer Fortsatz der unteren Pharynxwand (Fig. 16 *hp*). Die Form des Hypopharynx ist bei beiden Mückenarten dieselbe. Sie ist an einer Reihe von Querschnitten (Fig. 5, 10 und 12 *hp*) gut zu sehen. Die obere Seite des Hypopharynx erscheint als Lamelle mit zwei Seitenflügeln (Fig. 10 und 12 *hp*); die untere bildet einen viereckigen Vorsprung. Dieser wird in der Rich-

tung zum freien Ende des Hypopharynx allmählich kleiner. An seinem Ende hat der Hypopharynx das Aussehen einer flachen, zugespitzten Lamelle. Bei *Anopheles* erscheint der Hypopharynx an seiner Basis fast dreieckig (Fig. 5 *hp*). In der Mitte des Hypopharynx geht seiner Länge nach eine Rinne, an deren Basis sich der Ausführungsgang der Speicheldrüsen mittels eines speziellen, weiter unten beschriebenen Apparates öffnet. Das Chitin, das den Hypopharynx bedeckt, erscheint dicker und von dunklerer Färbung an den Wänden der genannten Rinne, als an der übrigen Oberfläche dieses Mundanhangs. Im Innern des Hypopharynx liegen unter dem Chitin ebensolche Zellen, wie im Innern der Oberkiefer bei *Anopheles* (Fig. 11 *hp<sub>x</sub>*), nur sind die Kerne kleiner. Diese Zellen befinden sich von der Basis des Hypopharynx an bis zu der Stelle, wo letzterer die Form einer flachen, zugespitzten Lamelle annimmt.

DIMMOCK ist die Struktur des Hypopharynx mehr oder weniger unbekannt geblieben. Bei *Culex pipiens* und *Culex rufus*, sagt er, sieht man im Durchschnitt des Hypopharynx, in der Mitte desselben, eine einfache Chitinverdickung (Chitinstäbchen). Bei *Culex ciliatus* (eine amerikanische *Culex*-Art, deren Mundwerkzeuge größer sind) erscheint diese Verstärkung in der Form eines Röhrchens. »Es fragt sich,« fährt DIMMOCK fort, »ob es ein Stäbchen oder eine Röhre ist, die in der Mitte des Hypopharynx zu sehen ist.«

MENZBIER schreibt in seiner Arbeit, daß die Dipteren weder im Labrum, noch im Hypopharynx eine richtige Röhre haben, sondern nur einen Kanal, in den der Ausführungsgang der Speicheldrüsen führt. Daß MENZBIER unrecht hat, indem er behauptet, daß der Hypopharynx keine rechte Röhre hat, habe ich durch meine Beobachtungen an *Bombylius* und *Eristalis* deutlich bewiesen; aber noch bleibt die Frage: Was für einen Durchgang hat der *Culex* durch seinen Hypopharynx? Ist es eine Röhre oder eine Rinne?

Die von mir oben dargelegten Data zeigen, wie es auch an den Durchschnitten durch den Kopf von *Anopheles* und von *Culex* deutlich zu sehen ist, daß in der Mitte des Hypopharynx nicht eine Röhre, sondern eine Rinne geht, und daß folglich MENZBIERS Worte in bezug auf diese vollkommen richtig sind.

Der Apparat, durch den der Ausfluß der Speicheldrüsen in den Mund geöffnet wird, hat bei den von mir studierten Arten, *Culex* und *Anopheles*, denselben Bau (Fig. 16 *dr*), und namentlich hat er die Form eines hohlen Kegels, der nach unten zu und nach hinten unter einem scharfen Winkel zur Basis des Hypopharynx liegt. Die Öffnung,



die sich gerade auf dem Gipfel des Kegels befindet, trifft mit dem Anfang der Rinne zur Ausführung des Speichels zusammen. Der untere Teil des schräg liegenden Kegels stützt sich auf die Seitenwände der rinnenartigen Unterlippe, dicht bei dem Ansatz derselben.

Die Oberseite liegt auf dem Niveau der unteren Pharynxwand (Fig. 5, 10 *hp*). Die Basis des Kegels ist fast bis an den Gipfel eingedrückt und endigt mit einer Öffnung. Auf diese Weise erscheint der Kegel mit Doppelwänden. Er erinnert an eine Flasche, deren Boden bis an den Hals derselben eingedrückt ist und an dem Gipfel dieser Einbiegung mit einer Öffnung endigt. An dem Querschnitt durch die Mitte so eines Kegels sind zwei Ringe zu sehen, die concentrisch ineinander liegen; der Raum zwischen ihnen ist wie eine Spalte (Fig. 23 *spr*), die sich in dem Maße, wie sie sich dem Gipfel des Kegels nähert, mehr und mehr erweitert, wobei der Durchmesser des Ringes kleiner wird. Die Wände des Kegels bestehen aus Chitin, das nicht von gleichmäßiger Stärke ist. Die Außenwand besteht aus starkem, dunkelgefärbtem Chitin; die Innenwand aus dünnerem, elastischem, hellgefärbtem.

Als meine Arbeit bereits beendet war, erschien eine kleine Notiz von Prof. N. LÉON über die Struktur des Apparates, durch den der Ausführungsgang der Speicheldrüsen geöffnet wird. Im allgemeinen sind LÉONS Beobachtung und die meinigen übereinstimmend, doch ist die von ihm gegebene Abbildung nicht genau, denn der Gipfel des Apparates ist nie so zylinderförmig, wie er bei LÉON aufgezeichnet ist und auch die Befestigung der Muskeln, die über die Bewegung des gegebenen Apparates verfügen, ist von LÉON nicht richtig beschrieben. Die Muskeln sind mit ihrem hinteren Ende nicht an die Wand der Kopfkapsel, wie es auf der Abbildung Prof. LÉONS angezeigt ist, sondern an die Wand des Pharynx, des sog. Fulcrum (Fig. 11 und 18 *m**sp*), befestigt.

Die Unterkiefer sind bei den *Culex* und den *Anopheles* mit der Basis der Unterlippe verbunden und zwar mit dem oberen Rande derselben. An dem oberen Rande der Unterlippe, an ihrer Basis, sitzt ein kleiner, kegelförmiger Vorsprung, der in die Vertiefung tritt, welche sich am Innenrande der Unterkiefer, dicht bei der Basis der letzteren, befindet (Fig. 22 *bm*). Das Basisende der unteren Kiefer erscheint, wie Fig. 22 *bm* zeigt, sowohl von der inneren als von der äußeren Seite schmaler. Dem Außenrande liegt mit seiner Innenseite das Vorderende eines Endoskelettstäbchens an (Fig. 22 *s*). Dieses stützt sich auf den Innenrand des Basalgliedes der Taster.

Die Form der Unterkiefer ist an der Basis von der Innenseite rinnenförmig; sich dem freien Ende nähernd, wird die Rinne allmählich seichter, die Kiefer werden flacher und nehmen am freien Ende das Aussehen von kleinen Nadeln an. Auf einem Drittel der vorderen Länge umfassen die Unterkiefer mit ihrer konkaven Oberfläche die oben beschriebenen Flügel des Hypopharynx (Fig. 12 *mx*). Das Chitin, das die Unterkiefer bekleidet, ist dicker und stärker pigmentiert als am Oberkiefer; deshalb erscheinen die Unterkiefer als ziemlich harte, spitze Nadeln, die bei den Mückenstichen die Hauptrolle spielen. An der Kiefernbasis ist das Chitin am stärksten und bildet eine Art Köpfchen. Von innen ist unter dem Chitin eine hypodermische Schicht deutlich zu sehen. Die Grenzen derselben sind nicht gut zu unterscheiden. An den Seiten der Unterkiefer befinden sich die Taster. Das Verhältnis der Kiefer (*mx*) und der Taster (*pm*) ist auf den Abbildungen 5, 10 und 22 gut zu sehen. Die letztere dieser Abbildungen stellt ein Oberflächenpräparat dieser Teile dar. Hier sehen wir, daß das Stäbchen des Chitingerüsts (*S*) sich mit seinem Vorderende unmittelbar auf das Basisende der Unterkiefer stützt, und namentlich auf dessen Außenrand, an der Stelle, wo er beginnt dünner zu werden; auf der Abb. 22 habe ich diese Stelle mit *bm* bezeichnet. An den Seiten des Chitingerüsts und der Kiefer liegen die Taster *pm*. Der Innenrand des zweiten Tastergliedes ist mit dem Vorderende des Chitingerüsts verbunden. Das erste Glied liegt von dem Vorderrande des Kopfes etwas mehr zurück, als die Basis der Unterkiefer. Auf der Fig. 10, die einen Querschnitt des vorderen Kopfendes zeigt, sehen wir von der linken Seite, die dem Kopfende ferner liegt (der Querschnitt ist etwas schräg), das isolierte erste Tasterglied (*pm*) ohne die geringste Spur der Unterkiefer; dieselbe Figur zeigt uns an der rechten Seite, die dem Vorderende des Kopfes näher ist, das erste Tasterglied mit dem daran von der Innenseite verwachsenen Unterkiefer (*mx*). Auf der Fig. 5, die den Querschnitt des Kopfes noch näher zum Vorderende darstellt, als vorhergehende (*pm*), sehen wir die Taster sich vom Kopfe abteilen und sich mit den Unterkiefern (*mx*) verbinden.

Zur Verbindung des ersten Tastergliedes mit der Kieferbasis, wie auf letzter Abbildung zu sehen ist, dient das Chitin und die Hypodermis der Taster, die unmittelbar auf die Unterkiefer übergehen. Das Chitin, das das erste und die Basis des zweiten Tastergliedes bekleidet, ist bei den *Anopheles* nicht überall von gleicher Dicke. Auf den Fig. 8 und 15 bezeichnet die dunkle Farbe das dickere

Chitin ( $Ch_1$ ) und die helle das dünnere. Ein ebenso dünnes Chitin finden wir an der Grenze der Tasterglieder. Innerhalb der Taster sind Zellen der Hypodermis und Muskel zu sehen (Fig. 5 *hy*). An dem Außenrande der Taster sitzt eine Reihe verschiedenartiger Chitinhärchen und -schüppchen, die mit besonderen Zellen der Hypodermis in Verbindung stehen, von denen weiter unten die Rede sein wird.

DIMMOCK beschreibt die Verbindung der Unterkiefer mit der Schädelkapsel nicht richtig. Laut seinen Worten verbinden sich die Basen der Unterkiefer mit den Tastern dicht vor dem Durchgang des Clypeus, und unmittelbar darauf verbinden sie sich mit der Unterlippe (The bases of the maxillae join the slouter maxillary palpi just before passings under the clypeans and immediately afterwards they join the lobium) und tauchen in das Bindegewebe ein. Als Fortsatz der Kiefer im Kopfe erscheinen Chitinstäbchen. Bei MEINERT ist in Fig. 15 die Vergliederung der Unterkiefer mit dem Kopfe der Wirklichkeit richtiger dargestellt, doch ist der Mechanismus der Vergliederung nicht angegeben. Was den Bau der Kiefer verschiedener *Culex*-Arten betrifft, gibt DIMMOCK folgende Data: Längs jedes Unterkiefers geht eine stäbchenartige Chitinverstärkung von brauner Farbe, die undurchsichtig ist. An dieses Stäbchen ist seiner ganzen Länge nach eine dünne, durchsichtige Lamelle befestigt. Bei einigen *Culex*-Arten bildet diese Lamelle einen rechten Winkel zur angegebenen stäbchenartigen Verstärkung; bei andern Arten ist der Winkel spitz. Das Ende der Unterkiefer ist stark zugespitzt, besitzt die oben erwähnten Chitinlamellen nicht, aber statt dieser hat der Außenrand jedes Kiefers eine Reihe Wärzchen, deren Enden zum Kopfe hin gebogen sind. Die Zahl der Wärzchen ist bei verschiedenen Arten auch verschieden, und wahrscheinlich sogar bei verschiedenen Individuen derselben Art. Daß es tatsächlich Wärzchen sind, und nicht bloß ein gezackter Rand, davon kann man sich überzeugen, wenn man sie nach allen Richtungen hin betrachtet, besonders bei einigen *Culex*-Arten, wo sie ungefähr in der Mitte der Oberfläche (of the blade) der Unterkiefer verteilt sind. Wenn man Präparate der Mundwerkzeuge bei Seitendruck macht, so kann man leicht sehen, daß die Wärzchen über der Oberfläche der Unterkiefer liegen.

Bei den von mir untersuchten Mückenarten erscheinen die Unterkiefer, wie oben gesagt, rinnenförmig, und einen scharfen Unterschied in bezug auf die Chitinstruktur habe ich in den verschiedenen Teilen

derselben nicht gefunden. Die individuellen und Artverschiedenheiten, die DIMMOCK angibt, sind leider von mir wenig beachtet worden.

MEINERT gibt an den Tastern der *Culex pipiens* drei Glieder an. DIMMOCK sagt, daß die einen Arten vier- und andre fünfgliedrige Taster haben. Beim ersten Anblick scheinen die Fühler dreigliedrig, aber bei genauerer Betrachtung erweist es sich, daß das Basalglied, das einfach zu sein scheint, tatsächlich aus zwei Gliedern besteht. Meinen Beobachtungen nach haben die *Culex pipiens* fünf, und die *Anopheles bifurcatus* sechs Tasterglieder.

Die Unterlippe erscheint als unmittelbarer Fortsatz des Kinnes. An der Stelle ihrer Verbindung befindet sich eine Vertiefung, die von sehr dünnem Chitin ausgekleidet ist. Beim Vorstrecken der Lippe wird bezeichnete Rinne kleiner, beim Zurückziehen der Lippe wird sie größer. Fig. 6 *fl, lb* zeigt die eingezogene Lippe der *Culex pipiens*, Fig. 15 *fl, lb* die vorgestreckte Lippe der *Anopheles bifurcatus*. Die Unterlippe ist etwas rinnenförmig. Fig. 10 *lb* sehen wir, daß das Chitin der Wangen unmittelbar auf die Ränder der Lippenrinne übergeht. An dem freien Ende der Unterlippe befinden sich Loben, die von MEINERT und andern Autoren ganz genau beschrieben worden sind. Auf dem Grunde der Unterlippenrinne liegt in der Mitte, der Länge nach, ein Vorsprung des Hypopharynx. An den Seiten der Rinne befinden sich die Unterkiefer, die mit ihrer konvexen Oberfläche nach außen gerichtet sind. Das Chitin, das die Unterlippe bekleidet, ist nicht überall von gleicher Dicke. Auf dem Boden der Rinne ist das Chitin zart, dünn, durchsichtig; die konvexen Seiten der Rinne sind von stärkerem Chitin bekleidet, als der Boden der Rinne, aber er ist dünner, als an den oberen Rändern der Rinne. Unter dem Chitin liegt eine Hypodermissschicht; die Zellen der Hypodermis liegen an der Lippenbasis in mehreren Schichten (Fig. 12 *hpx*). Im Innern gehen der Lippe entlang die Muskeln (Fig. 5 *lb*), die Nerven und Tracheen (Fig. 5 *tr*). Von außen hat die Unterlippe an ihrer unteren Fläche und an den Seiten eine Reihe Chitinhäarchen und Schüppchen.

DIMMOCK sagt, daß die Unterlippe von außen ringförmig ist (annulated structur); ich habe eine solche Struktur weder bei den *Culex pipiens*, noch bei den *Anopheles bifurcatus* gefunden. Die Schüppchen und Häarchen erscheinen an der Unterlippe in mehr oder minder unregelmäßigen Reihen verteilt. Dann befinden sich die Unterkiefer nicht innerhalb der Unterlippe, wie es bei DIMMOCK dargestellt ist, sondern an ihren Rändern, wie es auf meinen Abbildungen zu sehen

ist. Nachdem wir die oben beschriebene Struktur der Mundteile der *Culex pipiens* und der *Anopheles bifurcatus* betrachtet haben, sehen wir, daß die Befestigung derselben am vorderen Kopfe nicht auf gleicher Fläche stattfindet. Vom Vorderende am meisten zurück liegen die Tasterbasen, der Pharynx und der Hypopharynx, darauf kommt die Oberlippe und dann die Oberkiefer. Näher zum Vorderende liegen die Unterlippe und die Unterkiefer. Das Gesagte wird am besten durch die Fig. 5, 10, 16 und 12 illustriert. Hier sehen wir die allmähliche Absonderung der verschiedenen Mundteile vom Kopfe.

Um mit der Struktur der Mundteile der *Culex* und der *Anopheles* zu schließen, müssen noch die Arbeiten von GRASSI und FR. SCHAUDINN erwähnt werden. Beide Autoren widmen den Mundteilen einige Zeilen. Die von GRASSI angeführte Figur ist vollkommen schematisch. Bei SCHAUDINN ist auch nur das Schema von der Lage der Mundteile gegeben, wobei zur Erklärung dieses Schema gesagt ist: »Die beiden Maxillen verlaufen auf der dorsolateralen Seite der Oberlippe, während auf der ventro-lateralen die Mandibeln sich blattartig auf den Hypopharynx lagern.« Leider erklärt SCHAUDINN nicht, wodurch diese Versetzung der Kiefer bei den Mücken motiviert wird. An meinen Präparaten ist deutlich zu sehen, daß die Oberkiefer immer oberhalb der Unterkiefer liegen, und das Bild von der Lage der Kiefer, das SCHAUDINN gibt, ist wahrscheinlich durch eine zufällige Veränderung nach dem Tode der Mücke in deren Mundteilen hervorgerufen worden. Außerdem geben die Schema der Abbildungen, sowohl bei GRASSI wie bei SCHAUDINN, kein richtiges Bild von der Form der Kiefer und des Hypopharynx. Das Ende der Ober- und Unterkiefer ist von SCHAUDINN ganz richtig beschrieben. Sowohl die Ober- als die Unterkiefer sind tatsächlich am Ende breiter und die ersteren sind stärker als die zweiten. An dem breiteren Teile sind Zähnechen, die am Unterkiefer zahlreicher und größer sind, als am Oberkiefer.

Im Innern des Kopfes befindet sich, außer den früher beschriebenen Chitinstäbchen, die den Oberkiefern als Stütze dienen, folgendes Chitingerüst: der Innenseite des Nackens entlang gehen zwei Chitinstäbchen (Fig. 15 s); jedes derselben beginnt mit dem hinteren Ende am unteren Rande der Nackenöffnung, und mit dem vorderen Ende stützt es sich auf die Basis der Unterkiefer und der Taster. Das hintere Ende hat die Form einer etwas nach oben gebogenen Sohle, das vordere Ende ist etwas angeschwollen, was besonders

bei der *Culex* bemerkbar ist (Fig. 19 s). Die Stärke dieser Stäbchen ist bei der *Culex pipiens* und den *Anopheles bifurcatus* verschieden. Im ganzen sind sie bei den ersteren viel dicker als bei den letztgenannten. Bei den *Anopheles bifurcatus* schimmern die beschriebenen Stäbchen deutlich durch das Chitin, das den Kopf von unten bekleidet (das Kinn). Außer den beschriebenen Stäbchen liegen im Innern der Kopfhöhle noch zwei Röhrchen. Diese gehen von der Mitte des Seitenrandes der Nackenöffnung, an dem eingebogenen Ende des Stäbchens und ziehen sich etwas schräg vorwärts, nach oben; sie enden an dem oberen Innenrande der Augen, unter dem Rande des Antennengrübchens (Fig. 17 o). An dem Vorder- und Hinterrande der Röhren sind Löcher, mit denen sie nach außen öffnen. Die Form der Röhren ist in Fig. 17 u. 19 s zu sehen.

Jede Röhre hat am oberen Ende einen seitlichen Chitinanhang, der fast perpendikulär zum Innenrande der Röhre steht. Die Muskeln, welche die Mundteile in Bewegung bringen, können in zwei Gruppen geteilt werden: a) die Muskeln, welche die einzelnen Mundteile bewegen und b) die Muskeln, die die Bewegungen des ganzen Systems der Mundwerkzeuge bedingen. Zu ersteren gehören folgende: Die Oberlippe. Der Muskel, der die Oberlippe hebt (levator labri) ist kegelförmig; mit seinem Gipfel (Vorderende) ist er an die Lippenbasis, an deren Grenze mit dem Schildchen befestigt und geht längs dem Kopfe nach hinten hinauf; mit seiner Basis (dem hinteren Ende) ist er an die vordere und teils auch an die hintere Seite der Stirn befestigt. Die Lage des beschriebenen Muskels ist auf den Fig. 17, 18 und 23 (*l.br*) zu sehen, die den Längsschnitt des Kopfes der *Anopheles bifurcatus* darstellen, und auf den Fig. 4 und 5, die den Quer- und Längsschnitt des Kopfes zeigen (*abl*). Der Muskel besteht, wie die Abbildung zeigt, aus einer Reihe Muskelbüschel, die vorn nach hinten zu fächerartig auseinander gehen. Die Biegung (Hebung) der Lippe bei Zusammenziehung dieses Muskels findet statt dank dem zarten Chitin, das die Furche bekleidet, welche die Lippe vom Schilde trennt. Einen besonderen Muskel zum Herablassen der Lippe gibt es nicht. Das Herablassen geschieht wahrscheinlich auf folgende Weise: von der Basis des Epipharynx trennen sich auf deren oberen Seite zwei Muskeln (Fig. 5, 10 und 23 *m.ep*), sie inserieren an die früher beschriebenen Anhänge des Schildchens (*Laminae frontalis*) (Fig. 5 und 10 *fr*). Bei der Kontraktion dieser zwei Muskeln senkt sich das Schildchen und läßt durch seinen Druck die Oberlippe dasselbe tun. Übrigens scheinen bei vielen Insekten die Muskeln zum

Herablassen der Oberlippe zu fehlen. Vielleicht senkt sich die Oberlippe durch ihr eignes Gewicht. Der Epipharynx hat keine besonderen Muskeln, außer den früher angegebenen. Oben wurde gesagt, daß die Oberlippe mit ihrer Rinne den Epipharynx dicht umfaßt und daß es ziemlich schwer ist, sie voneinander zu trennen. Bei der Hebung der Oberlippe wird auf diese Weise auch der Epipharynx mitgenommen. Durch die gleichzeitige Hebung der Oberlippe und des Epipharynx ist wohl die verhältnismäßig starke Entwicklung des Muskels zu erklären, der über diese Bewegung verfügt (Fig. 18 *l.br*).

In bezug auf die Muskeln der Oberlippe und des Epipharynx finden wir bei DIMMOCK folgendes: »The muscles of the labrum are inserted up on the upper side of its base and have their origin on the inner surface of the roof of the clypeus. These muscles are, at least, in the females of *Culex rufus*, divided into three portions in their upper part.« Diese Beschreibung ist nicht ganz richtig. Der genannte Muskel geht, wie wir gesehen haben, nicht gerade aufwärts, sondern nach hinten zu und aufwärts. Seine Form ist fächerförmig. Eine Teilung des genannten Muskels in drei Teile findet bei den *Culex pipiens* und *Anopheles maculipennis* nicht statt.

Die Muskeln des Epipharynx sind, nach DIMMOCK, an den oberen Teil der Seitenflächen des Epipharynx inseriert, verlaufen nach hinten zu aufwärts und münden an der Innenseite des Schildchens. An meinen Präparaten ist es deutlich zu sehen, daß die von DIMMOCK angegebene Inserierung des einen Muskelendes richtig ist, während das andre Ende an die Vorsprünge der Oberlippe (*Cristae laminae frontalis*) inseriert. Die von MEINERT gegebene Beschreibung der Muskeln der Oberlippe und des Epipharynx ist noch weniger richtig, als die von DIMMOCK. Bei MEINERT ist einer von den Muskeln als von der Basis der Oberlippe gehend abgebildet und von ihm folgendermaßen benannt: »M. retractor alarum scuti dorsalis metameri primi«.

Der zweite, von ihm M. retractores partis productae genannte Muskel ist bei ihm als von den Anhängen der Oberlippe zur Innenfläche der Stirn gehend dargestellt. So ein unrichtiges Bild ist, wahrscheinlich, dem zuzuschreiben, daß der Autor es ausschließlich mit Oberflächenpräparaten zu tun hatte, ohne sich an die Durchschnittsmethode zu wenden.

Die Oberkiefer. Von der Basis der Oberkiefer gehen zwei Muskel (Fig. 13 und 14 *exm*), mit den Kiefern sind sie durch das schmale Ende mit teils zwei Sehnen verbunden; ihre andern hinteren Enden sind an die Seitenränder der beschriebenen Röhre

des Chitingerüstes befestigt (Fig. 21 *exm*). Ein Muskel ist näher zum vorderen Innenrande des Chitingerüstes befestigt, der andre aber liegt viel weiter. Diese zwei Muskel können als diejenigen betrachtet werden, die den Oberkiefer vorschieben und zugleich ihn wieder einziehen (*M. estensor mandibulae*). Spezielle Muskeln zum Einziehen (*M. flexor mandibulae*) haben diese Kiefer nicht. Sie werden durch besondere Sehnen ersetzt, die von der Kieferbasis ausgehen und unmittelbar auf die Chitinauskleidung des Pharynx übergehen (Fig. 21 *t*). Dieselben Sehnen sind auch auf Fig. 13 u. 14 *t* deutlich zu sehen. Dank diesen Sehnen sind die Oberkiefer an die Seitenränder des Epipharynx dicht angedrückt. Deshalb geschieht das Vorschieben der Kiefer gleichzeitig mit dem Epipharynx. Die dabei wirkende Muskulatur wird unten bei der Beschreibung des Pharynx besprochen werden.

Nach DIMMOCK scheinen die Oberkiefer keine Muskel zu haben, sondern sind in das Bindegewebe hinter dem Pharynx eingetaucht. Diese Beschreibung ist weder richtig, noch deutlich. Es fragt sich, in was für ein Bindegewebe sind die Kiefer gehüllt, und wo befindet sich dieses Gewebe? Bei oben Gesagtem beruft sich DIMMOCK auf Fig. 9 seines Werkes, aber auf dieser Figur gibt es gar keine Oberkiefer und kein Bindegewebe.

Die Unterkiefer. Die gelenkige Verbindung der Unterkiefer mit der Unterlippe ist auf Fig. 22 zu sehen. Diese Abbildung zeigt, daß jeder der Unterkiefer als Hebel betrachtet werden kann, der einen kurzen und einen langen Arm hat. Vom Ende des kurzen Hebelarmes geht mittels einer Sehne ein Muskel, der rückwärts und schräg nach oben zur äußeren Kopfseite gerichtet ist; das andre Ende inseriert etwas vor dem Oberschlundganglion an dem oberen Stäbchen des Chitingerüstes. Die Befestigungsstelle dieses Muskels an das Chitingerüst ist auf den Fig. 5, 19, 21 zu sehen, die einen Längs- und einen Querschnitt durch den Kopf zeigen.

Der beschriebene Muskel kann als derjenige betrachtet werden, der die Unterkiefer in Bewegung setzt (*M. flexor maxillae*). Einen speziellen Antagonisten für diesen Muskel gibt es nicht; er wird auf folgende Weise ersetzt. Vom unteren Stäbchen des Kopfgerüstes gehen Muskelbündel, die an den Außenrand des Chitingerüstes, von dessen Vorderrande an und weiter zurück, auf einer Strecke von zwei Dritteln der Länge befestigt sind; mit ihrem andern Ende sind diese Muskeln an den unteren Seitenrand des Hinterkopfes befestigt. Im ganzen erinnert dieser Muskel an einen aufgeschlagenen Fächer,



wobei die breite Seite desselben an den Kopfrand befestigt ist. Bei der Zusammenziehung dieser Muskelbündel wird das Chitingerüst etwas zum Seitenrande des Kopfes geschoben und zugleich werden auch die mit ihm verschmolzenen Unterkiefer zur Seite gerückt (*M. extensores maxillae*) (Fig. 21 *emx*). Der Verlauf dieses Muskels im Kopfe ist an den Querschnitten des Kopfes zu sehen (Fig. 24 und 27 *emx*).

DIMMOCK äußert sich in bezug auf die Muskeln der Unterkiefer sehr kurz und unklar. Er schreibt, daß als Fortsatz der Unterkiefer im Kopfe zwei dünne Chitinstäbchen erscheinen, von denen jedes mit einem starken Muskel endet (each of which ends in a strong muscle). Dieser Muskel, *retractor maxillae*, geht nach hinten zu und nach unten durch den Kopf, unter dem Oesophagealganglion; der Anfang desselben befindet sich im hinteren Basalteile des Kopfes. Nach DIMMOCK's Worten scheint der *Musc. protractor* an den Unterkiefern zu fehlen; das Vorschieben derselben entsteht durch die Elasticität des chitinösen Kopfgerüsts. Diese Beschreibung entspricht nicht der Wirklichkeit, wie aus meinen Daten zu sehen ist. Der Muskel, der von den Unterkiefern geht (der die Unterkiefer zurückzieht), hat tatsächlich eine andre Richtung, und das, was DIMMOCK als den *Retractor* der Unterkiefer bezeichnet, ist ein Muskel des Chitingerüsts. Die Lage dieses Muskels ist auch nicht deutlich. Auf der von DIMMOCK gegebenen Abbildung ist nur ein Ende dieses Muskels dargestellt.

Bei MEINERT ist die Definition der Muskeln genauer. Der von ihm *Musculus retractor* und *flexor scapelli* genannte Muskel ist richtig dargestellt, doch nicht die Befestigung eines von dessen Enden. Ich habe diesen Muskel *M. flexor maxillae* genannt, da, nach meinen Daten, die Bewegung der Unterkiefer vorwärts und rückwärts durch ein besonderes System der Muskulatur vollführt wird.

Außer diesem Muskel rechnet MEINERT zu den Muskeln der Unterkiefer, unter dem Namen *Musculi protractores scapelli* diejenigen, die zu den Unterkiefern gehören, als auch die, welche über die Bewegung der Unterlippe verfügen, wie z. B. den Muskel *g* und *h* auf den Fig. 15 und 16 seiner Arbeit. Diese nicht ganz genaue Beschreibung der Muskulatur von MEINERT ist dadurch erklärlich, daß er gar keine Schnitte der Mückenköpfe gemacht hat. Nur durch die Schnittmethode wird der Lauf der Muskeln bei den Mücken vollkommen klar dargelegt. Jeder Taster hat zwei Hauptmuskeln; einen, der den Taster zur Seite biegt (*M. extensor palpi*) und einen, der ihn

an den Rand des Unterkiefers niederdrückt (*M. flexor palpi*). Beide Muskeln sind auf der Fig. 19 *fp, exp* zu sehen. Der erste von den Muskeln ist mit einem Ende an den Außenrand der Tasterbasis befestigt, und mit dem andern an das untere Stäbchen des Chitinskeletts, fast ganz an dessen Ende, dort wo das Stäbchen sich auf die Basis der Kiefer stützt. Der zweite Muskel geht vom Innenrande der Tasterbasis aus, geht etwas hinauf und ist am Kopfrande an der Stelle befestigt, wo die Röhre des Chitingerüstes eine Öffnung zeigt. In jedem einzelnen Tastergliede sind zwei Muskel, außer dem letzten Gliede bei *Culex pipiens*. Einer derselben ist an die Außenseite der Basis des nächsten Gliedes befestigt und dient dazu, es abzubiegen (*Musc. extensor phalangis*), der andre, der an die Innenseite befestigt ist, dient zum Zurückführen des Muskels (*M. flexor phalangis*). Das letzte kleine Glied hat bei *Culex pipiens* keine besondere Muskulatur.

Die Unterlippe. An der Unterlippe sind zweierlei Muskel: a) solche, die die ganze Lippe in Bewegung setzen und b) solche, die über die Bewegung der Loben verfügen. Die Muskel, die die ganze Lippe heben, erscheinen als zwei Stränge, die als Sehnen von der Lippenbasis an beginnen und an die unteren Stäbchen des Chitingerüstes, vor dem Gehirn inserieren (Fig. 20 *rl*). Sie verlaufen, wie die Abbildung zeigt, längs der unteren Kopffläche, zwischen den Stäbchen des Chitingerüstes (Fig. 19, 20 *llb., s*). Am Hinterende sind sie näher, und am Vorderende weiter voneinander.

Die Herablassung der Unterlippe geschieht wahrscheinlich vermittlels zweier Muskel (Fig. 20 *a, lb*), die von den Seiten ihres Basalendes ausgehen. In Form eines Büschels von jeder Seite schließen sie sich an die oben beschriebenen ableitenden Muskeln der Unterkiefer, gehen an deren Außenrande hin und sind mit den letzteren zugleich an den Kopfrand befestigt. Die Biegung der Unterlippe während des Saugaktes, wie es ganz richtig SCHAUDINN bemerkt hat, wird durch zwei Muskel hervorgerufen, die sich längs der Unterlippe hinziehen (Fig. 5 *lb*). Diese Muskel gehen vom Vorderende der Lippe nach hinten etwas aufwärts zu deren Basis. Am Vorderende sind sie der unteren Lippenfläche näher, als am Grunde. Die Geradeziehung der Lippe geschieht, wahrscheinlich, mit Hilfe von Muskeln, die fächerartig von den Seitenwänden und der unteren Wand der Lippe, auf dem vorderen Drittel von deren Länge, zu den Loben gehen, die sich am Ende der Lippe befinden. Diese Muskeln sind zum Teil von MEINERT abgebildet B. I, Fig. 12 *f*. Für die Bewegung

der Mundteile nach vorn existiert ein besonderes Muskelsystem. Die Unterkiefer und die Unterlippe schieben sich durch die Vermittlung von Muskeln vor, die von der Basis der unteren Stäbchen des Chitinskeletts gehen; sie richten sich von hinten nach vorn und hinauf zum oberen Chitinskelett, legen sich dicht an dasselbe an und sind am Kopfrande, in der Nähe des Vorderendes des angegebenen Chitinskelettes befestigt (Fig. 19 *pml*). Der Anfang dieser Muskeln ist an dem Längsschnitt, Fig. 20 *pml* dargestellt. Den Verlauf der Muskeln im Kopfe zeigt Fig. 27, die einen Querschnitt des Kopfes vor dem Gehirn darstellt. Bei der Zusammenziehung dieser Muskeln strecken sich die unteren Stäbchen des Chitinskeletts nach vorn und stoßen mit ihrem vorderen Ende die mit ihnen verbundenen Unterkiefer, die mit den Tastern und der Unterlippe zusammengefügt sind. Diese Muskeln bestehen aus einer ganzen Reihe einzelner Bündel. Als Antagonisten dieser Muskeln dienen wahrscheinlich Muskeln, die an das Vorderende des oberen Chitinskeletts befestigt sind, darauf längs dem Außenrande des letzteren nach hinten und hinab gehen und mit dem andern Ende am Seitenrande der Nackenöffnung auslaufen. Diese Muskeln lassen die Unterlippe herab und ziehen sie gleichzeitig etwas hinein. Sie erscheinen als ein dünnes, scharf begrenztes Bündel, von dem ein Teil an dem Längsschnitt, Abbildung 17, zu sehen ist.

Den Muskel, der die Oberkiefer und den Hypopharynx vorschiebt, werden wir im Zusammenhang mit der Beschreibung des Pharynx betrachten.

DIMMOCK und MEINERT sprechen nur von einem Paar Muskeln der Unterlippe. Aus MEINERTS Abbildung ist zu ersehen, daß diese Muskeln denen entsprechen, die die Lippe heben. Ihr Verlauf ist nicht ganz richtig angegeben. Sie gehen nicht parallel, sondern kommen am Hinterende zusammen, indem sie einen scharfen Winkel bilden. Als den Muskel der Unterlippe bezeichnet DIMMOCK den Muskel, den er Fig. 8 darstellt. Dieser Muskel liegt, wie erwähnte Figur zeigt, der äußeren Kopfwand so nah, daß er augenscheinlich am Außenrande des Chitintertistes gehen muß. Tatsächlich aber geht er zwischen den zwei Stäbchen des Chitinskeletts, folglich liegt er an dessen Innenseite. Der von DIMMOCK auf Fig. 9 *mt* seiner Arbeit dargestellte Muskel ist tatsächlich eine Zelle der Hypodermis.

Der Saugkanal des Mundes liegt bei den Mücken zwischen dem Epipharynx, der ihn von oben bedeckt, und dem Hypopharynx, der ihn von unten begrenzt; im Kopfe kann dieser Kanal in drei Teile

geteilt werden: den vorderen, der vom Anfang des Mundes bis zum Gehirn geht, den mittleren, der enger und kürzer ist und dicht vor dem Gehirn liegt, und den hintersten, der bis zur Nackenöffnung geht und aus zwei Abschnitten besteht: einem engeren Teil und einem kolbenförmigen erweiterten. Die Lage all dieser Teile ist auf Fig. 18 zu sehen, die einen Frontalschnitt des Kopfes von *Culex* darstellt. Die einzelnen Teile des Pharynx sind mit den römischen Ziffern I, II, III bezeichnet. Im ganzen ist die Form des vorderen Teiles des Pharynx Fig. 16 dargestellt. Von innen sind alle drei Teile des Pharynx mit Chitin ausgekleidet, das im vorderen und hinteren Teile dicker und in der Mitte sehr dünn und zart ist. Ausführlicher wird die Struktur des Chitins aus der Beschreibung der Querschnitte des Pharynx zu sehen sein. Solche Schnitte durch die Mundhöhle und den ersten Anfang des Pharynx zeigen, wie aus den Fig. 5, 10 und 12 *ph* zu sehen ist, daß die Oberwand und die Seitenwände des Pharynx an gegebener Stelle eine abgerundete, nach außen gewölbte Form haben; die untere Pharynxwand ist mehr oder minder flach. Weiter nach hinten erscheint die Pharynxhöhle von der Dorsal- zur Ventralseite flach gedrückt (Fig. 4 *ph*). In der Mitte der Dorsalwand befindet sich ein kleines Rinnechen. Von den Seitenrändern des Pharynx ziehen sich Chitinlamellen hinauf an den Seiten des Kopfes und gehen dann unmittelbar in den frontalen Teil desselben über. Fig. 16 *Chp* stellt eine dieser Lamellen so dar, wie sie am Oberflächenpräparat zu sehen ist. Fig. 4 zeigt dieselben Seitenanhänge im Querschnitt. Unweit des Endes des vorderen Teiles hat die Pharynxhöhle eine ebenso zusammengedrückte Form, wie vorher, aber die seitlichen Chitinanhänge erreichen nicht die Kopfwände (Fig. 3 *Chp*). Am Ende des vorderen Teiles gehen von der rechten und linken Seite des Pharynx stäbchenartige Chitinanhänge, die sich nach hinten und seitwärts richten, das sogenannte Fulcrum (Fig. 16 *fc*). Zufolge dieser Lage sind sie auf den Abbildungen, die einen Querschnitt des Kopfes darstellen, durch den mittleren Teil und den Anfang des hinteren Teils des Pharynx zu sehen (Fig. 24 *fc*). An die untere Pharynxwand, zwischen dem Fulcrum, ist das hintere Ende von zwei Muskeln befestigt, die vom Apparat gehen, der den Speichel absondert (Fig. 11 und 18 *mss*).

Der mittlere Pharynxteil ist, wie bereits gesagt, sehr kurz, er kann in den hinteren Teil, der ihm folgt, hineingehen. Auf dem Querschnitt hat er eine runde Form. Der hintere Pharynxteil besteht aus einer Röhre und dem unmittelbaren Fortsatz derselben,

einer kolbenartigen Erweiterung. Sowohl die obere als die untere Röhrenwand haben Seitenanhänge, die, wie am Querschnitt zu sehen ist (Fig. 24 *ph*), bogenförmig nach innen blicken. Auf der angegebenen Figur, die eine genaue Kopie eines Präparates darstellt, haben sich die unteren Anhänge nicht erhalten. Die kolbenartige Form der Pharynxerweiterung ist (Fig. 25 und 28 *ph*) zu sehen. Diese Abbildungen zeigen, daß alle Wände des Pharynx nach innen gebogen erscheinen, was besonders an der oberen und den Seitenwänden ausgeprägt ist. An den Seiten der Oberwand sind zwei Anhänge, die nach oben und zur Seite gehen; am oberen Ende bilden diese Anhänge eine Falte nach innen (Fig. 25 und 28 *ph*). Die Fig. 25 zeigt einen Schnitt, der dem Vorderende des Kopfes näher ist als Fig. 28. Wie früher gesagt, ist die ganze Höhle des Saugkanals mit Chitin von ungleicher Stärke ausgekleidet: am dicksten ist das Chitin, das den vorderen Teil des Kanals bekleidet; im mittleren Teil erscheint das Chitin als sehr dünnes Häutchen; im hinteren Teil ist die Chitinbekleidung dünner als im vorderen. Unter dem Chitin liegt eine Zellschicht. Die Zellen sind im vorderen und teils im mittleren Teile stärker entwickelt, als in dem hinteren; besonders deutlich ist diese Zellschicht in der vorderen Hälfte der oberen Wand zu sehen. Hier kommen neben den Kubikzellen auch kolbenartige vor, die mit dem engeren Teil nach der Pharynxhöhle gerichtet sind. Den Kanal derselben konnte ich durch das Chitin nicht verfolgen, wahrscheinlich aber öffnet er sich unmittelbar in die Pharynxhöhle. Die Grenzen der Kubikzellen sind nicht deutlich zu sehen; deren Kerne aber sind scharf bezeichnet. Einen Begriff von den genannten Kubik- und kolbenartigen -Zellen gibt Fig. 26 *phz*, die ein Präparat von einem Teil eines Querschnittes des Pharynx genau wiedergibt. Hier ist eine ganze Reihe kolbenartiger Zellen zu sehen, die die Mitte der oberen Pharynxwand einnehmen. An den Seiten sind Kubikzellen (Fig. 26 *phz*). Die Zellschicht des hinteren Teils des Saugkanals erscheint als sehr dünn und flachgedrückt; die Grenzen der Zellen sind nicht zu unterscheiden; hier und da sind nur kleine Kerne zu sehen.

Die Muskulatur des Saugkanals ist stark entwickelt und besteht aus mehreren Teilen. Wir wollen sie von vorn nach hinten betrachten. Im vorderen Abteil finden wir fünf Paar Muskeln, die von der oberen Wand des Pharynx nach den Seiten der Stirn gehen (Fig. 3 und 4 *mph*). Die ersten vier Paar Muskeln gehen von der Pharynxwand hinauf und nach den Seiten der Stirn; das letzte Paar richtet sich

schräg nach vorn und hinauf. Die Lage der gegebenen Muskel ist in Fig. 18 zu sehen. Das mit *mph<sub>5</sub>* bezeichnete Muskelpaar nimmt, wie ersichtlich, seinen Anfang dort, wo der vordere Teil des Pharynx abschließt, namentlich da, wo die dicke Chitinschicht, welche den Pharynx bekleidet, in eine dünne übergeht. In dem mittleren Teil des Pharynx geht von deren oberer Wand ein Paar Muskel gerade hinauf, zu der Stirnwand des Kopfes. Ihr Ursprung und ihr mittlerer Teil sind Fig. 24 und 27 *mph<sub>6</sub>* zu sehen. Sie sind dem Pharynx an der Grenze des mittleren und des hinteren Abteils inseriert. Ganz zu Anfang des hinteren, engeren Teils des Pharynx gibt es noch ein Paar Muskeln, die, ebenso wie im vorderen und mittleren Teile, von der oberen Pharynxwand hinauf und etwas rückwärts gehen (Fig. 18 *mph<sub>7</sub>*). Diese Muskel kommen mit denen (*mph<sub>5</sub>*), die vom vorderen Pharynxteile gehen, an der Pharynxwand, einen scharfen Winkel bildend, zusammen (Fig. 18 *mph<sub>5</sub>* und *mph<sub>7</sub>*). Von der oberen Wand der kolbenartigen Erweiterung des Pharynx, ganz am Anfang derselben, geht ein Paar Muskel hinauf und rückwärts. Sie sind an die obere Seite des Scheitels hinter dem Kopfganglion befestigt. Ihre Lage im Verhältnis zueinander und zu den Pharynxwänden ist an dem Querschnitt durch den hinteren Teil des Kopfes Fig. 28 *mph<sub>8</sub>* und an dem Längsschnitt Fig. 21 *mph<sub>8</sub>* zu sehen. Von den Seitenwänden der kolbenartigen Pharynxerweiterung gehen von jeder Seite zu den Seitenwänden fünf Muskel. Wie an den Querschnitten des Kopfes, Fig. 25 und 28 *mph<sub>1-5</sub>*, zu sehen ist, gehen diese Muskel von dem Pharynx seitwärts und etwas hinab.

Außer den angeführten Muskeln gibt es noch folgende: Von den chitinösen Seitenanhängen des Pharynx (Fulcrum), die sich in dem hinteren Abteil des vorderen Teils desselben befinden, gehen Muskelbündel etwas hinauf und nach vorn und sind am Kopfrande etwas vor dem Vorderende des Chitinskeletts, und zwar an dessen Innenseite befestigt (Fig. 17 *pmh*). Diese Muskel können als die Vorschieber der Oberkiefer und des Pharynx bezeichnet werden (*M. protractor mandibulae*). Von denselben Anhängen geht noch ein Muskelpaar ein wenig zur Seite hinab und rückwärts, und ist an dasselbe Chitingerüst befestigt, fast neben dem Befestigungspunkte der Muskeln, die von den Unterkiefern gehen. Diese Muskel erscheinen als Antagonisten der ersteren: Sie ziehen die Oberkiefer und den Hypopharynx zurück, in den Kopf hinein (*Musculi retractores mandibulae et hypopharynx*. Fig. 24 und 27 *rmh*). Von denselben Anhängen des Pharynx gehen noch zwei Muskeln gerade den Kopf hinauf, kommen

zusammen, indem sie einen scharfen Winkel zueinander bilden, und sind in einem gemeinschaftlichen Bündel am Kopfschitin zwischen den Fühlern befestigt (Fig. 24 *mph*<sub>9</sub>). Auf der gegebenen Abbildung ist nur ein Teil der Muskeln *mph*<sub>9</sub> zu sehen. Da sie nicht in derselben Fläche liegen, kann ihre Lage nur in einer Serie von Schnitten beobachtet werden.

Endlich gibt es außer den beschriebenen Muskeln noch einen Ringmuskel, der den mittleren Teil des Pharynx umbiegt. An der Dorsalseite des Pharynx ist er breiter, während er an den Seiten und besonders unter dem Pharynx als dünner Faden erscheint (Fig. 27 *rph*).

Diese oben beschriebene komplizierte Struktur des Pharynx ist von DIMMOCK viel einfacher und daher nicht ganz richtig beschrieben. Seiner Beschreibung nach geht der röhrenartige Pharynx, ein Fortsatz des Epipharynx von oben und des Hypopharynx von unten, nach hinten, längs der Mitte des Kopfes, biegt sich dann aufwärts, bildet hier eine eigentümlich geformte Klappe, dann erweitert er sich von neuem ein wenig und geht in Form einer Röhre durch einen Nervenring, der die Speiseröhre umfaßt. In diesem Ringe wird die Speiseröhre von drei Chitinstützen gehalten (in which it is supported by three delicate chitinous rods), von denen die eine längs der Ventralseite der Speiseröhre und die beiden andern rechts und links an der Dorsalseite derselben liegen. Unmittelbar hinter dem Nervenringe des Pharynx, gerade über der Nervencommissur, die das unter der Speiseröhre befindliche Ganglion mit dem Brustganglion verbindet, erweitert sich die Speiseröhre zu einer kugelförmigen Pumpe. Diese Pumpe ist das Hauptwerkzeug des Saugapparates des *Culex*-weibchens; sie wird durch den Fortsatz derselben Chitinstützen gehalten, von denen oben die Rede war. Zwischen diesen Stützen befinden sich oben Chitinlamellen, welche mit ersteren durch eine elastische Membran verbunden sind. An die Dorsallamelle ist ein doppelter Muskel befestigt, dessen Anfang auf der Dorsalseite des Chitinschädels befestigt ist. An jede Seitenwand des Pharynx ist ebenfalls ein Muskel befestigt, der in dem unteren Kopfteil endet. Alle diese beschriebenen Muskeln liegen hinter den Augen, im Nackengebiet.

Bei SCHAUDINN finden wir folgende Beschreibung des Pharynx von *Culex*. Die Mundhöhle ist mit einer dünnen Chitinhaut ausgekleidet. Am Grunde ihres vorderen Teils sieht man in der Chitinschicht dünne Kanälchen. In jedem dieser Kanälchen befindet sich eine Zelle, die mit einer Nervenfasern des Unterschlundganglions in Verbindung steht. Das freie Zellenende ragt über der Chitinfläche in

Form eines kleinen Kolbens hervor. Da die beschriebenen Zellen und Kanälchen des Chitins sehr klein sind und die Schnitte durch die dicke Chitinschicht, die die Mundhöhle bekleidet, große Schwierigkeiten bieten, so ist es höchst mühsam, sagt SCHAUDINN, die Einzelheiten der Struktur des gegebenen Organs zu beschreiben. Es ist möglich vorauszusetzen, daß die beschriebenen Zellen Geschmackswerkzeuge sind. Die Epithelialschicht des Pharynx bietet nach SCHAUDINNS Ansicht kein großes Interesse, da sie aus einer Schicht Kubik- oder mehr oder minder zusammengedrückter Zellen besteht. Im hinteren Teil des Kopfes erscheint der Pharynx kolbenartig erweitert als eine Art Pumpe. Im Querschnitt hat der Pharynx die Form eines Dreiecks; diese Form wird dadurch bedingt, daß der Pharynx von innen mit drei dicken Chitinlamellen ausgekleidet ist, die miteinander durch dünnes Chitin verbunden sind, welches die Fähigkeit hat, von den Pharynxwänden ausgedehnt zu werden. Diese drei starken Lamellen, eine Dorsal- und zwei Seitenlamellen (Ventrolateralia), dienen als Befestigungsstelle für drei Muskeln, deren andre Enden nach dem Chitinpanzer des Kopfes gerichtet sind. Bei der Zusammenziehung dieser Muskeln während des Stechens erweitert sich der Pharynx und es bildet sich in ihr eine Höhle mit verdünnter Luft, in die das Blut aus dem Rüssel eingezogen wird. Hinter der kolbenartigen Erweiterung des Pharynx erscheint die Speiseröhre mit einer ringförmigen und einer der Länge nach gehenden Muskulatur. Diese SCHAUDINNSche Beschreibung des Pharynx ist, nach meinen Beobachtungen, nicht vollständig. Die Struktur des Pharynx als auch dessen Muskulatur, die über den Sangakt der Mücken verfügt, erscheint, wie oben gesagt, viel komplizierter, als wie SCHAUDINN sie beschreibt. Was die von SCHAUDINN angegebenen Geschmackswerkzeuge betrifft, so befinden sie sich, wahrscheinlich, nicht bloß an den Pharynxwänden, sondern auch an der Basis des Hypopharynx.

MEINERT gibt eine noch weniger ausführliche Beschreibung des Pharynx als DIMMOCK und SCHAUDINN, weshalb sie der Wirklichkeit noch weniger entspricht. Auf der Fig. 2 sind bei ihm nur zwei Pharynxmuskeln dargestellt, *Muscul. super. outline oesophagi* und *M. inferiores ejusdem outline*.

Die Struktur der Mundwerkzeuge ist bei *Anopheles*-Männchen folgende: Die Unterlippe bildet eine kleine Rinne, deren hinteres Ende etwas schmaler ist und eine ovale Form hat (Fig. 29 *lb*). An die Seiten der Rinne, unweit des hinteren Endes, sind die Taster befestigt (Fig. 29 *pm*).



Die letzteren sind, wie die Figur zeigt, am Grunde dünner. Zwischen dem Innenrande des Tasters und dem Rinnenrande liegt von jeder Seite der kleine Unterkiefer. Die Verbindungsstelle der Taster mit dem Unterkiefer ist auf gegebener Figur gut zu sehen. Die Kiefer sind an die Taster in der Nähe von der Basis der letzteren befestigt. Die Form der Taster ist von GRASSI ausführlich beschrieben, weshalb ich mich bei derselben nicht aufhalten werde. Die Oberlippe und der Epipharynx erscheinen an ihrer Basis scharf getrennt, darauf aber sind sie miteinander verwachsen, so daß man sie nicht, wie bei den Weibchen, voneinander trennen kann. Das eben Gesagte wird durch die Präparate der Querschnitte des Kopfes gut illustriert. Fig. 30 stellt einen Querschnitt an der Basis der Mundwerkzeuge dar und auf demselben sind Labrum und Epipharynx deutlich zu sehen. Auf Fig. 31, die einen Schnitt der Mundteile im ersten Drittel ihrer Länge zeigt, sehen wir das Labrum und den Epipharynx miteinander verschmolzen. Der Form nach erscheint die Oberlippe als Rinne, die den Epipharynx von oben umfaßt. Von oben geht längs der Mitte der Oberlippe eine seichte Furche, die von der Basis der Lippe bis auf  $\frac{1}{3}$  ihrer Länge zu sehen ist. Auf diese Weise stellt der Epipharynx eine Rinne dar, deren Ränder, wie der Querschnitt deutlich zeigt, sich berühren, so daß das Labrum-Epipharynx eher als Röhre, denn als Rinne erscheint. Die Unterlippe hat die Form einer Rinne, deren obere Ränder ziemlich hoch über dem Boden hervorragen, so daß die Rinne fast von derselben Tiefe scheint, wie bei den Weibchen. Längs der Rinne, dem Boden fest anliegend, geht der Hypopharynx. Dieser hat die Form einer Lamelle, die gegen das vordere Außenende schmaler wird. In der Mitte ist diese Lamelle dünner als an den Seiten. Die Unterkiefer liegen, wie bei den Weibchen, den Rändern der Rinne und der Unterlippe an. An der Basis sind die Unterkiefer dicker als am Vorderende. Ihre Form zeigt der Querschnitt (Fig. 31). DIMMOCK gibt eine ausführliche Beschreibung des Rüssels bei den Männchen von *Culex pipiens*. Seinen Beobachtungen zufolge sind die Mundteile des Männchens von der Unterlippe weniger scheidemäßig eingehüllt als bei den Weibchen. Die Rinne der Unterlippe wird vom Vorderende der Lippe zu deren Basis schmaler, und an der Basis selbst ist sie so schmal, daß die andern Mundteile darüber liegen. An dem Labrum-Epipharynx befindet sich von oben eine der Länge nach gehende Rinne, die sich bei der Basis der Oberlippe vertieft. Die Oberlippe und der Epipharynx vereinigen sich an

ihrer Basis mit den Tastern, bevor diese letzteren sich mit der Unterlippe verbinden. Der Hypopharynx ist mit den oberen Rändern der Unterlippe (hypopharynx coalesces with the labium) auf solche Weise verwachsen, daß die Unterkiefer außerhalb der Unterkieferrinne liegen. Die Unterkiefer sind an die Basis der Taster inseriert und liegen an den Seiten der Unterlippe, indem sie die Seitenwände der Scheide bilden, die bei dem Weibchen von der Unterlippe gebildet wird.

Die Mundwerkzeuge bei den Männchen von *Culex pipiens* habe ich nicht studiert, bei *Anopheles* aber unterscheidet sich, nach meinen Daten, die Struktur der Mundwerkzeuge des Männchens zweifellos nicht scharf von denen des Weibchens. Die Muskulatur der Mundwerkzeuge der Männchen ist die nämliche wie bei den Weibchen, nur ist die Anzahl der Muskeln geringer: so fehlen ihnen die Muskel der Oberkiefer und dann haben auch die Unterkiefer keine spezielle Muskulatur, sondern werden zugleich mit den Tastern in Bewegung gesetzt. Die Taster werden durch dieselben Muskeln in Bewegung gebracht, die bei den Weibchen über die Bewegung der Unterkiefer verfügen. Eine spezielle Muskulatur für die Bewegungen der Taster besitzen nur die Weibchen, den Männchen fehlt sie. Ebenso eine Verminderung der Muskelanzahl wird auch in betreff derjenigen Muskeln beobachtet, die bei den Männchen den Saugakt bedingen. So gehen von dem vorderen Teil des Pharynx nur drei Paar Muskeln ab.

Im allgemeinen ist die Verteilung der Pharynxmuskeln bei den Männchen dieselbe wie bei den Weibchen, aber die Zahl der einzelnen Muskeln ist geringer als bei den Weibchen. So gehen im vorderen Teil des Pharynx von der oberen Wand desselben nur drei Paar Muskeln, statt fünf wie bei den Weibchen. Im mittleren Teil des Pharynx haben die Männchen sowohl wie die Weibchen ein Paar Muskel, aber die Muskelbündel selbst sind im Umfange um die Hälfte dünner als bei den Weibchen. Von der kolbenartigen Pharynxerweiterung gehen auch nur drei Muskelpaare anstatt fünf wie bei den Weibchen. Im übrigen haben die Männchen dieselbe Muskulatur wie die Weibchen.

Die Muskeln der Mundorgane und des Schlundes bei *Culex pipiens* und *Anopheles bifurcatus* haben eine eigenartige Struktur. Das Sarkolemma ist an manchen Muskeln so dünn, daß es kaum sichtbar ist, an andern Muskeln dagegen erreicht es einen bedeutenden Umfang, z. B. an den Muskeln der Unterkiefer und der Unterlippe.

Die Lage des Sarkolemma ist im Verhältnis zu den Fibrillen verschieden. An den einen Muskeln bekleidet es die Fibrillen dicht, an den andern ist zwischen dem Sarkolemma und den Fibrillen eine ziemlich dicke Schicht Sarkoplasma, in welcher die Kerne eingelagert sind. Die Kerne enthalten Stücke des Chromatins, welches hauptsächlich an der Peripherie der Höhle liegt. Die Form der Kerne ist bald rund, bald oval, bald eiförmig, bald stäbchenförmig. Höchst eigenartig ist die Struktur des Sarkolemma an einigen Kopfmuskeln der Larve von *Culex pipiens* (Fig. 32). Hier ist das Sarkoplasma zwischen dem Sarkolemma und den Fibrillen stark vacuolisiert und alle Vacuolen liegen in regelmäßigen Reihen, wobei jede Reihe einem Streifen entspricht. Zwischen den Vacuolen von der äußeren Schicht des unter dem Sarkolemma liegenden Sarkoplasma ziehen sich innerhalb des Muskelbüschels Scheidewände hin, welche durch einen hellen (isotropen) Streifen von Muskelfasern gehen, auf diese Weise einen dunkeln Streifen bildend, in der Histologie unter dem Namen »Streifen von KRAUSE« bekannt. In den eben erwähnten Vacuolen hängen Kerne an Plasmafäden.

Innerhalb des Muskelbüschels setzten sich die Kerne in regelmäßigen Reihen an, wobei sie an manchen Stellen so dicht beieinander liegen, daß sie wie ein langes Stäbchen aussehen. In manchen Büscheln sind an solchen langen stäbchenartigen Kernen Einschnürungen bemerkbar. Die in Reihen undicht liegenden Kerne haben entweder eine abgerundete oder längliche Form. Die Muskeln sind sozusagen mittels chitiniger Sehnen an die Mundorgane befestigt. Solche Sehnen haben eine faserige Struktur mit einer geringen Anzahl Kerne zwischen den Fasern. Am Kopfrande ist die Befestigung der Muskeln eine etwas andre. An den Stellen, wo die Muskeln am Kopf befestigt sind, zerfallen sie in einzelne Fibrillen, welche, indem sie das Epithelium durchdringen, sich direkt am Chitin befestigen.

Die beschriebene Struktur der Muskeln einer erwachsenen Mücke hat einige Ähnlichkeit mit dem, was G. ENDERLEIN an den Muskeln der Bremsen beobachtet hat (*Gastrus* und *Hypoderma*, Gyrostigma). Ein Unterschied besteht in der Lage der Kerne in der äußeren Schicht des Sarkoplasma, sowohl bei den Mücken, wie bei den Bremsen. Bei den Bremsen enthält die erwähnte Schicht keine Vacuolen und sehr wenig Kerne; letztere grenzen an die Fibrillen (bei den *Gastrus equi*) oder liegen inmitten des Sarkoplasma oder vielmehr des Sarkolemma (bei *Hypoderma Diana*, Fig. 5). Die Struktur

des Sarkoplasma und der Kerne ist sowohl bei den einen, als bei den andern verschieden. Die Kerne der Mücken hängen, wie bereits erwähnt, an den Fäden des Sarkoplasma, liegen aber nicht in demselben, wie die der Bremsen. Ferner, die Scheidewände (KRAUSE) haben bei den Mücken eine regelmäßige Lage; sie beginnen nicht an dem Sarkolemma, sondern an der äußeren Schicht des Sarkoplasma. Bei den Bremsen verschmelzen mehrere, bis auf sechs, Scheidewände in der äußeren Schicht des Sarkoplasma, um danach als gemeinsame Scheidewand mit dem Sarkolemma zu verwachsen. Schließlich gehen besagte Scheidewände bei den Bremsen aus einem Bündel in ein andres über, was bei den Mücken nicht der Fall ist. Die stäbchenartigen Kerne der Mückenmuskeln, welche sich zwischen den Fibrillen, manchmal längs des ganzen Muskels, hinziehen, gleichen denjenigen Kernen, die JANET bei *Myrmica rubra* beschrieben hat, aber wiederum mit einigen Abweichungen: die Mücken haben ihrer mehr in einem Büschel als die Ameisen und Wespen, ferner ist auch die Form derselben mannigfaltiger. Die Einschnürungen an einigen solcher Kerne, wie auch ihre Lage, haben große Ähnlichkeit von dem, was B. SOLGER konstatiert an den Muskeln des Myocardium des Schweines bei der amitotischen Teilung der Muskelkerne.

Die Bewegung des Rüssels während des Stiches der Mücken in die Haut des Menschen ist von verschiedenen Autoren verschieden erklärt worden. Nach den Beobachtungen RÉAUMURS steckt die Mücke, nachdem sie sich auf die Haut, z. B. auf die Hand, gesetzt, kleine Nadeln (pointe) aus ihrem Rüssel heraus und betastet mit deren Enden vier bis fünf Stellen der Haut, augenscheinlich eine Stelle suchend, die leichter zu durchstechen ist und unter der sich ein Blutgefäß befindet. Dabei stützt sich das Ende des Rüssels gerade über der Öffnung der Haut, wo hinein sich die Nadeln (Kiefern) einbohren, dagegen biegt sich das Futteral (Unterlippe) bogenförmig über den Kiefern, und diese Biegung wird um so stärker, je tiefer die Kiefer sich einbohren. Diese Lage des Futterals (der Unterlippe) dauert eine Zeitlang fort, auch nach dem Stich, danach aber streckt es sich gerade.

Die von der Mücke verursachte Wunde ist nach der Aussage RÉAUMURS so winzig klein, daß wir sie nicht empfinden müßten; statt dessen empfinden wir an dieser Stelle einen heftigen Reiz, hervorgerufen durch eine helle, durchsichtige Flüssigkeit, welche die Mücke in die Wunde einspritzt. Wahrscheinlich ist unser Blut zu dick und die Mücke verdünnt es ein wenig mit dieser Flüssigkeit.

Nach GRASSI ist der Akt des Saugens der Mücken folgender: die Oberlippe und Hypopharynx durchstechen die Haut und bohren sich in dieselbe ein; die übrigen vier Stilette (Mandibulae und Maxillae) durchsägen die Haut, da sie an ihrem freien Ende mit kleinen Zähnen versehen sind, welche an den Maxillae größer sind. Während des Stiches sind die Fühler von der Haut entfernt und die Unterlippe, welche, wie bereits erwähnt, sich nicht am Stiche beteiligt, biegt sich anfangs zur Basis zurück und bildet einen stumpfen Winkel; nach dem Einbohren des Stiletts entfernt sich dieser Winkel von der Basis zur Mitte der Unterlippe und wird allmählich sehr spitz, so daß schließlich die Unterlippe, so zu sagen, zusammenklappt und auf diese Weise eine Art schmale Öse (Schlinge) bildet. Fast das nämliche über den Akt des Saugens sagt später SCHAUDINN aus. Beim Stich, sagt SCHAUDINN, dringt die Unterlippe nicht mit in die Haut ein, sondern die Olive befestigt sich an der Einstichstelle in der Weise, daß das dicht behaarte Züngelchen fest an die Haut gepreßt wird, während die Olivenhälften fest den Stechapparat umfassen; so wird die Einstichstelle fixiert und eine feste Verbindung des Rüssels mit der Haut hergestellt. Da die Unterlippe an ihren beiden Enden mit dem Stilettapparat verbunden ist, so muß sie sich beim Eindringen des letzteren in die Haut krümmen, da die Stilette steifer sind und gerade bleiben. Die Stilette dringen bis zur Hälfte, ja selbst zwei Drittel ihrer Länge, in die Haut ein, in diesem Falle erscheint das Labium ganz spitz geknickt und auf sich selbst zurückgelegt. Beim Heranziehen des Stechapparates dürfte die elastische Röhre als Hebel funktionieren. Die am Ende der Kiefer befindlichen Zäpfchen dienen, nach der Ansicht SCHAUDINNS, außer dem Zersägen der Haut, wahrscheinlich zur Befestigung des Stechapparates an die Haut. Eine ausführliche und genauere Beschreibung der Bewegung des Rüssels beim Saugen gibt DIMMOCK. Die von mir untersuchten Muskeln des Epipharynx, sagt DIMMOCK, heben bei ihrer Kontraktion den Epipharynx und die Oberlippe und wahrscheinlich ziehen dieselben ein wenig ein. Auf diese Weise entsteht ein Vacuum zwischen Epipharynx und Hypopharynx. Gleichzeitig dringen die Kiefer in die Haut und das Blut strömt in den Anfang des Schlundes. Die Kiefer bohren sich fast ihrer ganzen Länge nach in die Haut ein. Die flüssige Nahrung strömt in den Schlund (Pharynx). Unter Schlund meint DIMMOCK den Vorderteil der Speiseröhre von der Mundhöhle bis zu der Stelle, wo eine besondere, von ihm beschriebene Klappe zwischen der oberen und unteren Wand des Schlundes liegt.

Machen wir einen Schnitt an der Basis des Brustschildes (Clypeus) und danach weiter, so sehen wir, sagt er, daß der Kanal zum Durchfluß des Blutes sich hinauf und dann rückwärts biegt, so daß an einer Stelle sich dessen Wände, die dorsale und die ventrale, einander nähern. Diese Verengung der Wände erscheint wahrscheinlich als Klappe, welche die Flüssigkeit daran verhindert, während des Saugens in den Mund zurückzukehren. Ich nenne, setzt DIMMOCK fort, diesen Teil der Röhre, welcher zwischen Mund und Klappe liegt, Schlund, und die Röhre hinter der Klappe Speiseröhre. Aus dem Schlund geht die Speise in die Röhre. Das geschieht infolge einer gleichzeitigen Kontraktion der oben beschriebenen Muskeln der Speiseröhre, welche die Höhle derselben erweitern. Bei einer Erschlaffung der Muskeln der Speiseröhre schließt sich die besagte Klappe zwischen dem Schlunde und der Speiseröhre, die Speise kann nicht in den Schlund eindringen sondern geht in den Magen. Hinsichtlich der Frage über die Bedeutung des Speichels der Mücke während des Nährens schreibt DIMMOCK folgendes:

»Nachdem ich lange Zeit lebendige Mücken beobachtet und untersucht hatte, gewann ich die Überzeugung, daß giftiger Speichel vorhanden ist. Es kommt manchmal vor, daß die Mücke, nachdem sie sich auf die Hand gesetzt, ihren Stachel fast der ganzen Länge nach an mehreren Stellen hineinbohrt, wenn sie aber kein Blut gesogen hat, so bleibt an diesen Stellen eine schwache Spur: ein roter Punkt, der nach einigen Stunden verschwindet. Hat aber das Insekt Blut gesogen, so bildet sich an dieser Stelle eine kleine Geschwulst, welche 40 bis 48 Stunden anhält und diese giftige Wirkung auf mich ist um so anhaltender, je länger das Saugen gedauert hat, was durch zahlreiche Experimente bestätigt ist. Dieses Faktum weist auf einen allmählichen beständigen Erguß der giftigen Flüssigkeit während des Saugens und macht das Vorhandensein einer Röhre oder eines Kanals notwendig. Einen andern Kanal, durch welchen sich der giftige Speichel ergießen könnte, gibt es nicht, und ich bin überzeugt, obgleich ich jetzt eben noch keinen anatomischen Beweis liefern kann, daß der Hypopharynx des *Culex* einen Kanal enthält, durch welchen sein giftiger Speichel abfließt.«

BECKER ist vollkommen einverstanden mit dem beschriebenen Schema des Saugens der Mücke, das uns DIMMOCK gibt. Er hebt nur hervor, daß die Unterlippe im Prozeß des Saugens gar keine Rolle spiele, da sie währenddessen winkelförmig gebogen ist.

Auf Grund meiner Studien über die Muskulatur der Mundorgane

von *Anopheles* und *Culex* kann ich sagen, daß im allgemeinen das von DIMMOCK gegebene Schema des Saugens richtig ist, aber es ist notwendig, eine ganze Reihe Ergänzungen und Verbesserungen daran zu knüpfen. Das Betasten derjenigen Stelle, welche dem Stich ausgesetzt ist, wird von der Mücke mit dem Ende der Unterlippe vollzogen und außerdem von der Gattung *Anopheles* mit dem Ende der Fühler. Die Unterlippe kann, wie wir bereits gesehen haben, sich mit Hilfe der Muskeln heben und senken (Fig. 20 *l.lb* und *lb*). Eine so beschränkte Bewegung der Unterlippe genügt freilich der Mücke lange nicht zum Untersuchen der zu stechenden Stelle und daher sind die am Ende der Unterlippe befindlichen Loben mit einer eignen Muskulatur versehen, welche die sehr komplizierten Bewegungen letzterer bedingen. Nachdem die Mücke die passende Stelle gewählt hat, vollzieht sie den Stich vermittels ihrer Ober- und Unterkiefer und dem Hypopharynx. Außerdem wird ein weniger tiefer Stich mit der Oberlippe und dem Epipharynx ausgeführt. An der Bewegung der Oberkiefer und des Hypopharynx vorwärts zum Stich beteiligen sich die von mir beschriebenen Muskeln *protractores mandibulae* und *hypopharynx* (Fig. 17 *p.pr.h*); an der Bewegung der Unterkiefer — *protractores maxillae* (Fig. 19 *pml*). Nachdem der Stich ausgeführt ist, erweitern die Mücken die Wunde durch eine auf- und zuklappende Bewegung der Ober- und Unterkiefer und mit Hilfe der von mir bereits beschriebenen Muskulatur. Die Ober- und Unterkiefer zersägen die Haut, meiner Ansicht nach, nicht allein beim Beginn des Stiches, wie GRASSI und SCHAUDINN es meinen, sondern führen die nämliche Arbeit im Laufe des ganzen Aktes des Saugens aus. Abgesehen davon ist wohl die Bemerkung SCHAUDINNS richtig, daß mittels der Zähnechen am Rande der Kiefer die Befestigung des Stechapparates in die Haut und auf diese Weise der Akt des Saugens stattfindet. Gleichzeitig mit einer solchen Bewegung bohren sich die Ober- und Unterkiefer wie auch der Hypopharynx tiefer in die Wunde hinein.

Die von den oben erwähnten Organen verursachte Wunde wird von der Ober- und Unterlippe umfaßt. Die Unterlippe wird durch die Muskeln *protractor maxillae labii* (Fig. 14 *pml*) hervorgeschoben, die Oberlippe aber und Epipharynx haben keine speziellen Muskeln zum Hervorschieben. Ihre Bewegung in dieser Richtung findet statt einerseits infolge einer Bewegung der übrigen Mundorgane, mit denen sie verbunden sind, und anderseits wahrscheinlich unter dem Druck des ganzen Körpers der Mücke, der während des Saugens sich nach

vorn beugt. Danach bildet sich durch eine Hebung des Epipharynx, wie DIMMOCK richtig bemerkt, zwischen Hypopharynx und Epipharynx ein Vacuum und die flüssige Speise ergießt sich in den Anfang der Speiseröhre. Die fernere Bewegung der Speise vollzieht sich mittels der von mir oben beschriebenen Muskulatur des Schlundes.

Bei der Kontraktion der Muskeln des Schlundes (Fig. 18  $m-m_4$ ) kommt die flüssige Speise aus dem Munde in den Vorderteil des Schlundes, auf der Fig. 18 mit dem Buchstaben *o* bezeichnet. Danach erfolgt eine Erschlaffung der genannten Muskeln und gleichzeitig eine Kontraktion der Muskeln des Schlundes  $m_6-m_{10}$ . Der auf Fig. 18 mit einem *o* bezeichnete Teil des Schlundes erweitert sich und die Speise geht in diesen Teil des Schlundes hinüber. Bei der Erschlaffung der letzten Muskeln kann sich die Speise nicht vorwärts bewegen, weil der ringförmige Muskel, welcher sich im mittleren Teil des Schlundes befindet, sich zusammenzieht, die Wände des Schlundes sich auf diese Weise einander nähern, indem sie eine Art Klappe bilden und folglich die Speise sich nur in der Richtung der Speiseröhre bewegen kann.

Hinsichtlich der Nahrung des Männchens schreibt DIMMOCK, daß die Muskeln, welche den Epipharynx heben oder vielmehr denselben vom Hypopharynx trennen, die einzigen sind, welche beim Saugen eine Rolle spielen, da ein hinter dem Nervenring der Speiseröhre liegender Pumpapparat beim Männchen nicht vorhanden ist. Auf die Frage, ob das Männchen stechen könne, antwortet DIMMOCK wie folgt: »Ich bemühte mich,« berichtet DIMMOCK, »mich von einem Männchen stechen zu lassen zu einer Zeit, wo ihrer sehr viele umherflogen, aber sie flogen über mir, ohne mich zu beachten; ich setzte oft Mücken-Männchen höchst vorsichtig unter Glas auf meine Hand, hielt sie lange Zeit ruhig, aber nie haben sie mich gestochen, auch haben sie nie Wasser, Speichel oder frisches Blut getrunken — Flüssigkeiten, welche das Weibchen oft mit Gier trinkt. Aus anatomischen Ursachen glaube ich, daß die Männchen der Mücken flüssige Nahrung zu sich nehmen, aber ich habe nie ihren Magen seciert, um zu sehen, welcher Art diese Nahrung ist. Ihre Mundteile sind entwickelt genug, um Flüssigkeiten einzusaugen, aber der Mangel der am Ende gezackten Maxillae, eines freien Hypopharynx und der Oesophagealpumpe läßt vermuten, daß sie weniger Nahrung zu sich nehmen als die Weibchen, und daß sie keine solche erhalten können, die Haut der Tiere durchstechend.

Die beschriebene Muskulatur der Mundorgane der Mücken unter-



scheidet sich ziemlich scharf von der Muskulatur anderer saugender Insekten. Letztere ist, soviel ich weiß, am genauesten angegeben von KÜNCKEL D'HERCULAI bei *Volucella*, von KRAEPELIN bei *Musca*, von MÜGGENBURG bei *Melophagus*, von GEISE und VEDDE bei *Rhynchota*.

KRAEPELIN gibt folgende Bewegungen des Rüssels der Fliegen an: 1) das Einziehen des Rüssels in die Kopfkapsel; 2) gleichzeitig das Aufbiegen des Rüssels; 3) das Herauschieben des Rüssels aus der Kopfkapsel; 4) das Ausstrecken des Rüssels; 5) einzelne Bewegungen der Oberlippe und des Hypopharynx; 6) einzelne Bewegungen der Loben der Unterlippe; 7) das Einziehen der Nahrung in die Speiseröhre. Zum Einziehen des Rüssels der Fliege gibt es einen sehr komplizierten Mechanismus, welcher von vier Paar Muskeln in Bewegung gesetzt wird. Diese Muskeln sind folgende: 1) ein Paar Muskeln, welche sich von den chitinigen Anhängen des Schlundes (von den Spitzen der hinteren Fulcrumhörner) quer und vorn am Rande des Kopfes hinziehen; 2) ein Paar Muskeln, welche von der hinteren Wand des Kopfes zu den Rändern der Unterlippe gehen; 3) ein Paar Muskeln, welche sich vom Rande der Nackenöffnung längs der unteren Fläche des Kopfes hinziehen und 4) ein Paar Muskeln, deren Richtung von KRAEPELIN nicht genügend untersucht worden ist. Ein Ende derselben steht jedenfalls mit der oberen Wand des Kopfes in Verbindung. Eine Homologie zwischen den Muskeln der Fliegen und Mücken zu finden, ist ziemlich schwer. Einerseits kommt das daher, daß die Mundorgane, deren Bewegungen durch die besagten Muskeln stattfinden, bei den einen und den andern verschieden sind; anderseits ist der Verlauf der Muskeln der Fliege nicht genau genug untersucht. Im einzelnen läßt sich hinsichtlich der beschriebenen Muskeln folgendes sagen: das erste Paar der oben erwähnten Muskeln der Fliege entspricht den von mir beschriebenen Muskeln der Mücken unter dem Namen *M. retract. mandibulae* und *hypopharynx*; das zweite Paar entspricht dem Muskelpaar unter dem Namen *M. retractores maxillae* und *labii*; das dritte Paar der erwähnten Muskeln hat, dem Ansehen nach, Ähnlichkeit, was die Lage betrifft, mit den Muskeln der Mücke, welche die Unterlippe heben (*M. ab. labii*); ein Vergleich des beschriebenen vierten Muskel-paares der Fliege mit dem der Mücken ist beschwerlich, weil erstere nicht genau genug untersucht worden sind. Das Ausstrecken des Rüssels bei *Musca* findet, nach KRAEPELIN, mittels zweier Muskeln statt, welche von den hinteren Enden der Rudimente der Unter-

kiefer quer und nach unten zu den chitinigen Anhängen des Schlundes gehen (um sich dem vorderen seitlichen Horn des Fulcrum zu inserieren) und zweier anderer Muskeln, welche sich von den Basalenden der erwähnten Rudimentärorgane entfernen und der Haut zukehren. Bei den Mücken entspricht den ersten zwei Muskeln ein Paar Muskeln des Schlundes, welche vom Beginn des hinteren Schlundes schräg, hinauf und zurück nach der oberen Wand der Kopfkapsel gehen. Diese Muskeln sind von mir mit  $m—m_7$  bezeichnet worden. Das zweite Paar Muskeln, *Musca* entsprechend, fehlt den Mücken, da die Lage der Ober- und Unterkiefer bei den Mücken eine ganz andre ist als bei den Fliegen.

Hinsichtlich der Muskeln der Oberlippe bei *Musca* gibt KRAEPELIN an, daß die Oberlippe unter allen Mundorganen, allem Anschein nach, die Fähigkeit besitzt spezielle Bewegungen auszuüben. Das Heben der Oberlippe geschieht mittels eines Paares Muskeln, welche unweit der Verbindung der Lippe mit der Kopfkapsel beginnen und schräg und zurück zu den Wänden des Schlundes (Fulcrum) gehen. Diese Muskeln entsprechen nur bis zu einem gewissen Grade demjenigen Muskel, welcher bei den Mücken von mir »der die Lippe hebende Muskel« (M. abd. labii) genannt wird, da bei *Musca* die bezeichneten Muskel paarig, dagegen bei *Culex* und *Anopheles* unpaar sind; außerdem ist die Befestigung des hinteren Endes der Muskeln bei *Musca*, *Culex* und *Anopheles* eine verschiedene: bei letzteren ist der unpaare Muskel, wie wir bereits gesehen haben, an die obere Wand der Kopfkapsel, nicht aber an den Schlund befestigt. Muskeln, welche die Oberlippe senken, fehlen bei *Musca* ebenso wie bei den Mücken.

Die Endloben der Unterlippe der Fliege unterscheiden sich scharf hinsichtlich ihrer Struktur, der Art ihrer Verbindung mit der Unterlippe und der Art ihrer Bewegung von denen der Mücken. Infolgedessen ist die Muskulatur der einen und der andern vollständig verschieden.

Noch weniger Analogie ist zwischen der Muskulatur der Mücken und der der *Volucella* vorhanden. Der Muskel, welcher den Rüssel der *Volucella* herauschiebt, entspricht seiner Lage nach dem Muskel, welcher die Oberkiefer der Mücken entfernt (M. ext. mandibulae). Ferner hat *Volucella* einen paarigen Muskel, welcher den Rüssel wieder hineinzieht. Dieser Muskel stimmt wahrscheinlich mit demjenigen Muskel der Mücken überein, welcher die Unterkiefer in Bewegung bringt, M. flexor maxillae. Eine genaue Beschreibung des-

selben bei *Volucella* ist von KÜNCKEL nicht gegeben. Der hebende Muskel der Oberlippe entspricht seiner Lage nach, nicht aber seiner Form nach, gleichartigen Muskeln der Mücken. Die Anzahl der Muskeln des Schlundes bei *Volucella* ist viel geringer, als bei den Mücken: die *Volucella* haben alles in allem nur drei Muskeln.

Die Fliege *Melophagus ovinus* hat folgende Muskulatur des Rüssels: 1) Muskeln für das Einziehen des Rüssels in die Kopfkapsel (*Retractores proboscidis superiores*, *Retractores proboscidis inferiores*, *Levatores maxillarum*, *Retractores maxillarum*); 2) Muskeln für das Hervorstrecken des Rüssels aus der Kopfkapsel (*Protrusores proboscidis*, *Depressores fulcri*, *Protrusores maxillarum*); 3) Muskeln für Einzelbewegungen von Teilen des eigentlichen Rüssels (*Musculi labiales obliqui anteriores*, *Musculi labiales obliqui posteriores*); 4) Muskeln für die Regulierung des Ausflusses des Speicheldrüsensecretes (*Dilatatores ductus salivalis*); 5) Muskeln für die Überleitung der Nahrungsflüssigkeit in den Darm (*Dilatatores fulcri*, *Sphincter oesophagi*).

Behufs der Einziehung des Rüssels in die Kopfkapsel treten in erster Linie zwei Muskelpaare in Tätigkeit, welche durch ihre außerordentliche Länge von den übrigen auffallen. Beide Paare nehmen ihren Ursprung von der hinteren Wand der starren Kopfkapsel und zwar die Muskelstränge des einen (Fig. 2 *rps*) nahe der Medianebene des Kopfes oberhalb, die des andern (Fig. 2 *rpi*) weiter seitlich unterhalb des Hinterhauptloches. Die ersteren, die *Retractores proboscidis superiores*, ziehen an dem Ober- und Unterschlundganglion, welche letztere, von Tracheen umgeben, gegen Druck geschützt sind, vorbei unterhalb des Fulcrums nach den Mundwerkzeugen hin, um sich an der Verbindungsstelle der Unterlippe mit dem Kopfkegel nahe beieinander zu inserieren.

Die unteren Retractoren dagegen, das zweite dieser beiden Muskelpaare, begeben sich geraden Weges nach der Ursprungsstelle der Oberlippe.

Diesen Muskeln entsprechen bei der Mücke die Muskeln *protractor maxillae* und *labii*, welche auf der Fig. 19 *pml* dargestellt sind.

Die Befestigungsstellen dieser Muskeln in dem Hinterteil des Kopfes sind bei der Mücke und bei *Melophagus ovinus* beinahe dieselben, in dem Vorderteile aber sehr verschieden. Das Hervorschieben des Rüssels bei *Melophagus* geschieht mittels ein Paar Muskeln *protrusores proboscidis*. Ihrer Lage nach entsprechen diese Muskeln einigermaßen den

protractores maxillae und labri der Mücken, aber ihre Befestigungsstellen sind bei *Melophagus* und Mücken verschieden. Die von MÜGGENBURG als depressores fuleri bezeichneten Muskeln sind wahrscheinlich dem ersten Muskelpaar des Schlundes der Mücken homolog (Fig. 3 u. 4 *mph*). Die Muskulatur der Unterkiefer bei *Melophagus* und Mücken ist schwer zu vergleichen, da bei den ersten nur Rudimente der Maxillae vorhanden, bei den Mücken aber die Maxillae stark entwickelt sind.

Homologa der Muskeln: muscoli labiales obliqui posteriores und musc. labiales obliqui anteriores der *Melophagus ovinus* (Taf. XV, Fig. 2, 3 *mlp*, *mlla*) besitzen die Mücken nicht. Die Muskeln, welche die Unterlippe biegen, haben bei den Mücken andre Anordnung und sind von mir auf der Fig. 12 *ml* dargestellt. Die Muskeln, welche MÜGGENBURG bei *Melophagus ovinus* als dilatatores ductus salivaris (Taf. XV, Fig. 2 *dds*) bezeichnet, sind in ihrer Lage und wahrscheinlich auch in ihrer Funktion den Muskeln der Mücken homolog, welche auf den Fig. 11, 18 *msp* dargestellt sind.

Die Schlundmuskeln bei *Melophagus ovinus* und Mücke sind fast gleich gebaut, aber die Zahl der Schlundmuskeln ist bei den letzteren größer als bei den ersten.

Die Oberkiefer der Wanzen haben nach der Untersuchung GEISES zwei Muskeln: einen protractor und einen retractor. Ersterer hat seiner Lage nach keine Ähnlichkeit mit dem der Mücken; bei den letzteren findet das Herausschieben der Oberkiefer, wie schon gesagt, anders statt als bei den Wanzen. Der zweite Muskel der Wanzen (retractor m.) entspricht seiner Lage nach demjenigen Muskel, welcher die Oberkiefer der Mücken (fl. mand.) entfernt. Bei den Wanzen ist die Verbindung der Unterkiefer mit dem Kopfe eine ganz andre, als bei den Mücken, und daher ist die Art der Bewegung dieser Mundanhänge wie auch die Muskulatur dieser Organe ganz verschieden voneinander.

Die Mundorgane der Mücken haben, wie oben gesagt, außer den gewöhnlichen Mundanhängen, Epipharynx und Hypopharynx. Der Name Epipharynx ist von SAVIGNY in die entomologische Literatur eingeführt. Indem er den vorderen Teil des Schlundes bespricht, schreibt er folgendes: »Dieser Pharynx wird nicht nur von der Oberlippe bedeckt, sondern vollständig von einem speziellen Organe verdeckt, welches bereits RÉAUMUR beschrieben hat. Dieses Organ ist ein Hautanhang, welcher sich zwischen den Loben der Unterkiefer befindet. Seine Basis vereinigt sich mit dem oberen Rande der Schlundröhre und deshalb kann es Epipharynx oder Epiglossus genannt

werden.« Auf diese Weise ist der Epipharynx, nach SAVIGNY, ein Anhang, welcher im Munde liegt und als direkter Fortsatz der oberen Schlundwand dient. Bei verschiedenen Gruppen der Insekten ist dieser Anhang auch verschieden entwickelt. Bei den Orthoptera findet sich dieses Organ nicht, nach der Aussage von MIALL und DENNY. A. PACKARD, im Gegenteil, gibt an, daß er bei den Orthopteren immer den Epipharynx vorgefunden habe. Ich meinerseits kann ein unfehlbares Vorhandensein des Epipharynx bei *Pachytylus migratorius*, *Caloptenus italicus* und *Stauronotus maroccanus* konstatieren. Bei den bisher untersuchten Orthopteren erscheint der Epipharynx dicht verwachsen mit der Oberlippe und sieht aus wie eine Falte oder Leiste, welche sich längs der unteren Fläche der Oberlippe hinzieht. Die Länge des Epipharynx ist gleich der Oberlippe. Bei einigen Coleoptera, z. B. *Scolytus*, hat der Epipharynx das Aussehen einer dünnen häutigen farblosen Lamelle trapezförmiger Form mit abgerundeten Ecken. Sein zugespitztes Ende ist nach vorn gekehrt, und seine breite Basis nach unten. Die Basis des Epipharynx ist mit dem Mundende, Epicranium, an dessen innerer Fläche gelenkig verbunden. Bei manchen Lepidopteren verwächst der Epipharynx an seiner Basis mit der unteren Fläche der Oberlippe, dagegen bleibt das vordere Ende frei und steht mehr hervor, als die Oberlippe. Besonders merklich ist dieser Unterschied bei den Schmetterlingen, deren Oberlippe wenig entwickelt ist, z. B. bei *Rhodocera rhamni* (TICHOMIROW) und *Vanessa io* (WALTER). Hinsichtlich der Neuropteren *Panorpa* und *Boreus* sagt PACKARD dasselbe, was bereits von den Schmetterlingen gesagt worden ist. Bei den Hymenopteren (z. B. bei einigen Blattwespen) verwächst der Epipharynx dicht mit der Oberlippe. Bei den Ichneumoniden ist, nach der Aussage WALTERS, der Epipharynx an seiner langen Seite frei und nur an der Basis verwächst er mit der Oberlippe. Seine Form ist dreieckig; sein zugespitztes Ende ist nach vorn gekehrt. Bei den Hemiptera (O. GEISE) umfaßt der Epipharynx die untere Lamelle der Oberlippe, welche direkt in die obere Wand des Schlundes übergeht.

An der Grenze der Schlundwand sind der Epipharynx und die Oberlippe voneinander getrennt. Schließlich bei einigen Diptera, besonders bei den Mücken, ist der Epipharynx, wie oben erwähnt, am meisten entwickelt. Bei den Weibchen der Mücken sieht man erstens eine scharfe Grenze zwischen dem Schlunde und dem Epipharynx und zweitens sind Oberlippe und Epipharynx voneinander getrennt

nicht allein bei den toten Exemplaren, sondern auch bei den lebenden. Bei den Männchen der Mücken ist die Grenze dieser zwei Organe auch deutlich zu sehen auf einer relativ großen Länge derselben, von der Basis zum freien Ende sich hinziehend. Daher ist die Angabe DIMMOCKS, daß der Epipharynx mit der Oberlippe so eng verbunden sei, daß man diese zwei Anhänge als einen betrachten und er Labrum-epipharynx genannt werden könne, nur teilweise richtig und nur hinsichtlich der Männchen der Mücken.

In dem kürzlich erschienenen Lehrbuche der Entomologie von HENNEGUY ist die Rede davon, daß Epipharynx und Hypopharynx von *Hemimerus talpoides* seitliche gegliederte Taster besitzen und daß der Epipharynx bei *Machilis maritima* aus zwei Lamellen besteht: »L'epipharynx du *Machilis maritima* ne porte plus de palpes, mais il est également très développé et est formé de deux parties accolées dont chacune est constituée par deux pièces très nettes.«

Wenn wir uns aber zu den Werken wenden, die HENNEGUY zitiert, und zwar zu denen von SAUSSURE und OUDEMAN, erweist es sich, daß die genannten Autoren die paarige Struktur des Hypopharynx, nicht aber des Epipharynx beschrieben haben. Hinsichtlich der Struktur des Hypopharynx gibt H. J. KOLBE an, daß fünf Typen derselben vorhanden sind. 1) Bei den einen Insekten erscheint er als sehr schwach entwickelt, rudimentär, mit der Unterlippe verwachsen; 2) bei den andern hat er das Aussehen eines deutlichen Züngelchens, mit der Unterlippe verwachsen; 3) die dritten haben einen Hypopharynx entweder in Gestalt eines Züngelchens oder eines Stiletts, vollständig getrennt von der Unterlippe; 4) bei *Hemimerus* erinnert der Hypopharynx seiner Form nach an die Unterlippe und trägt jederseits ein Paar gegliederter Taster; 5) bei *Thysanura* endlich besteht der Hypopharynx aus drei an der Basis verbundenen Lamellen, von denen die mittlere ungegliedert und die beiden Seitenlamellen gegliedert sind. Bei den Poduridae tragen die Seitenlamellen jederseits Taster. Die Entwicklung des Epipharynx ist nicht genau untersucht worden. Nach den Beobachtungen VERHOEFFS ist eine Neubildung des Hypopharynx bei Dermapteren entstanden aus der ventralen Intersegmentalhaut zwischen Mandibular- und Prämandibularsegment. Genauer ist diese Frage von HEYMONS erörtert worden. Nach seinen Untersuchungen ist der Hypopharynx aus dem Mittelteil der Kiefersegmente entstanden. In morphologischer Beziehung stellt er ein Sternit dreier Kiefersegmente dar. Letztere werden infolge des Prozesses des Zusammenschiebens, welcher bei der Bildung des

Kopfes stattfindet, in einen so kleinen Raum gedrängt, daß sie die Form eines beulenartigen Auswuchses annehmen, der Ventralseite zugekehrt.

Im allgemeinen, sagt HEYMONS, darf man auf Grund embryologischer Angaben die Entstehung des Hypopharynx nicht von einem Paar Mundanhängen ableiten. Ich meine, daß zur definitiven Lösung dieser Frage eine Untersuchung der Entwicklung des Hypopharynx derjenigen Insekten fehlt, deren Embryonen mehr als vier Paar Mundanhänge haben, z. B. bei den Schmetterlingen, deren Embryonen vor der Unterlippe noch ein Paar Mundanhänge haben. Es ist möglich, daß die von HEYMONS konstatierten Tatsachen nur hinsichtlich derjenigen Insekten stattfinden, bei denen ein Zusammenschieben und möglicherweise eine Verschmelzung der Kopfsegmente stattfindet während der Bildung des Kopfes der Larve. Für zwei verschiedenartige Bildungen des Hypopharynx sprechen, unter anderm, die Beobachtungen H. UZELS über Entwicklung dieses Anhanges bei *Campodea staphylinus*. Bei genannter Form bildet sich die Mittel-lamelle des Hypopharynx aus dem Sternit des Unterkiefersegments, und die Seitenlamellen aus den Beulen des fibularen Segments. Es gibt also vorläufig noch keine genügenden Gründe zur Verneinung der zweifachen Entstehung des Hypopharynx aus Sterniten, wie es HEYMONS beobachtet hat und aus den Mundanhängen derjenigen Larven, die ihrer mehr als vier Paar besitzen.

Was den Epipharynx und Hypopharynx der ausgewachsenen Mücken betrifft, so bilden sich dieselben, wie wir weiter sehen werden, im Stadium des Verpuppens, unabhängig von den Larvenanhängen, als eine ganz neue Bildung.

In der Geschichte der philogenetischen Entwicklung des Kopfes der Insekten können wir folgende Stufen unterscheiden. Bei den Ahnen der jetzigen Insekten hatte, nach der allgemeinen Ansicht über die Entstehung der Insekten, jedes Segment des Körpers ein Paar Anhänge, wobei die vorderen Segmente (die des Kopfes) sich nicht von den übrigen unterschieden. Die Anzahl der Segmente, woraus der Kopf der jetzigen Larven der Insekten besteht, ist nicht genau untersucht, wenn man aber die Beobachtungen FOLSOMS über die Entwicklung der *Anurida maritima* und der *Orchesella cincla*, die Arbeit VERHOEFFS über die Dermaptera und die von JANET gewonnenen anatomischen Resultate der Struktur des Ameisenkopfes in Betracht zieht, so beläuft sich die Zahl auf 7—9 Segmente. Folglich haben die Embryonen dieser drei Formen am meisten die Merkmale bewahrt, welche den Ahnen der Insekten eigen sind.

Hinsichtlich der meisten jetzigen Formen der Insekten sehen wir, daß die Anzahl der Segmente, aus denen der Kopf besteht, eine geringere ist, als wie sie von FOLSOM und JANET angegeben wird, nämlich von vier bis sechs. Unter den jetzigen Insekten haben diejenigen am meisten die philogenetischen Merkmale erhalten, deren Embryonen, außer den bei den Insekten gewöhnlichen vier Paar der Mundanhänge, um noch zwei Paar mehr besitzen, nämlich ein Paar Anhänge zwischen den Fühlern und den Oberkiefern (z. B. bei *Bombyx mori*) und noch ein Paar Anhänge hinter der Mundöffnung (bei *Bombyx mori*, *Castropacha pini*, *Sphinx populi* und manchen andern). Bei der Kopfbildung der jetzigen Insektenarten fehlen, wenn man so sagen darf, nicht dieselben Segmente, die bei deren Ahnen vorhanden waren. So z. B. nach den Beobachtungen FLEIDERS erscheinen bei *Hydrophilus piceus* die Fühler als Anhänge des zweiten Kopfsegments, und nach den Angaben WHEELERS, CARRIÈRES und anderer erscheint bei *Blatta germanica* und *Chalicodoma muraria* das die Fühler tragende Segment als dritter.

Ebenso ist bei verschiedenen Insekten das Mandibularsegment verschieden. Bei *Hydrophilus piceus* nach HEIDER und den Dermaptera nach den Beobachtungen VERHOEFFS erscheint es als vierter, bei den Friganiden (PATTEN) als fünfter, bei den Ameisen (JANET) als siebenter. Ebensogut befinden sich die Unterkiefer und die Oberlippe bei verschiedenen Insekten nicht auf einen und denselben Segmenten. So z. B. bilden sich bei den Dermaptera, nach den Beobachtungen VERHOEFFS, die Unterkiefer auf dem achten und die Unterlippe auf dem siebenten Segment. Bei andern Insekten liegen die Unterkiefer immer vor der Unterlippe.

Eine noch größere Abweichung in der ontogenetischen Entwicklung stellen die Insekten *Stenobothrus* nach den Beobachtungen GRABERS, und *Meloe* nach den Angaben NUSBAUMS dar. Bei *Stenobothrus* und *Meloe* ist der ganze Körper des Embryo anfänglich in vier große Segmente geteilt, einige derselben zerfallen danach ihrerseits in kleinere definitive Segmente. *Stenobothrus* hat in einem gewissen Stadium der Entwicklung alle Mundanhänge, wie: Ober- und Unterkiefer und die Unterlippe auf einem und zwar dem zweiten großen Segment des Embryo. Bei der Entwicklung von *Meloe* gehören in einem gewissen Moment die Oberkiefer zu einem Segment, und die Unterkiefer und Unterlippe zusammengenommen zu einem andern.

Schließlich sehen wir, daß embryonale Anhänge eines und des-



selben Segments bei der Ausbildung derselben in Mundorgane sich verschieden gestalten. So z. B. entsprechen, nach den Beobachtungen HEYMONS, die Maxillae der Wanzen nur den Laminae internae maxillae anderer Insekten. Die übrigen Teile der Maxillae, welche bei andern Insekten vorhanden sind, gehören bei den Wanzen zum Bestande der Kopfwände oder sind atrophiert. Sehr wichtig für die Entscheidung der Frage über die Philogenie des Insektenkopfes wäre es, die Entwicklung der Mundanhänge bei *Anobolia nervosa* zu untersuchen. Bei diesem Insekt sind nach ULMER folgende Teile vorhanden: Labrum, erstes und zweites Paar Maxillen, von den ersten Maxillen sind als freie Teile die Lobi externi und die Maxillartaster entwickelt, die Loben der zweiten Maxillen sind zum Haustellum verschmolzen, die Labialtaster sind frei.

Leider bleibt noch die Frage offen, ob die beschriebene Anordnung der Mundanhänge das Resultat der weiteren Umbildung der typischen Mundanhänge der Insektenlarve ist oder es werden diese Organe bei den Larven als selbständige Anhänge, welche der Zahl der Kopfsegmente entsprechen, angelegt.

Auf diese Weise sehen wir, daß bei der Kopfbildung der Insektenlarve keineswegs eine gleiche Veränderung der ursprünglichen vorderen Segmente des Embryo stattfindet und im Zusammenhange damit auch keine völlig identische Entwicklung der embryonalen Anhänge der Mundorgane bei verschiedenen Insekten.

Bei der Ausbildung des Kopfes der erwachsenen Insekten gehen die Mundorgane der Larven entweder direkt in gleichartige Organe eines erwachsenen Individuums über oder es findet die Ausbildung der Mundanhänge aus den sogenannten Histoblasten statt. Dabei bilden sich, nach den Beobachtungen WEISMANN'S, VAN REIS' und anderer, die Mundteile aus zwei Paar Histoblasten. KÜNCKEL D'HERCULAIS hat außer den zwei Paar Histoblasten bei *Volucella* und *Musca* noch zwei Histoblasten gefunden, von denen der eine zur Entwicklung der Unterlippe, der andre zur Entwicklung der Oberlippe dient. MENZBIER spricht beim Untersuchen der Mundteile einer Fliege die Vermutung aus, daß der Kopf der Insekten aller Wahrscheinlichkeit nach aus sechs Segmenten bestehe, von denen jedes sich aus einem Paar Histoblasten entwickle. Das erste Segment bildet den hinteren Teil, zu dem auch die komplexen Augen gehören; das zweite Segment bildet den vorderen Teil des Kopfes mit Antennen als Anhänge; das dritte Segment hat als Anhang die Unterlippe, welche sich aus einer Verschmelzung zweier paariger Anhänge gebildet hat.

Der Körper dieses Segments ist wenig entwickelt und verschmilzt mit den Körpern des zweiten und dritten Segments; das vierte Segment mit Maxillae als Anhängen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß der Körper dieses Segments wenig entwickelt ist und schon in einem frühen Stadium mit dem Körper des dritten Segments verschmilzt; das fünfte Segment, mit Mandibulae als Anhängen, ist bei manchen Diptera gar nicht entwickelt, und bei andern verschmilzt wahrscheinlich der Körper dieses Segments mit denen des ersten, zweiten, dritten und vierten Segments und bildet einen Teil des Kopfes; das sechste Segment wird durch die Oberlippe dargestellt, die man augenscheinlich für einen Körper ohne jegliche Anhänge halten muß. Also ist nach MENZBIER die Oberlippe dem Ober- und der Unterkiefer der Unterlippe nicht homolog.

Nach VERNON werden die Antennen und die Palpi maxillares und labiales von je einer Imaginalscheibe gebildet. Die Mandibeln und der distale Teil der Unterlippe der Larve verschwinden, der basale Teil der letzteren aber und die Oberlippe gehen direkt in die Imago über.

Nach meinen Beobachtungen haben die Larven von *Culex pipiens*, wie die meisten von WEISMANN, VAN REIS und andern untersuchten Fliegen, im Kopf zwei Paar Histoblasten, aus denen der Kopf und alle Mundanhänge eines ausgewachsenen Insekts konstruiert werden. Die Mundanhänge bilden sich gleich Falten des vorderen Paares der Histoblasten. Die eigentliche Bildung der Mundorgane läßt sich gut beobachten an der Serie der Frontaldurchschnitte des Kopfes der Puppe von *Culex pipiens*. Fig. 33 stellt den Durchschnitt des oberen Teils des Kopfes dar an derjenigen Stelle, wo die Oberlippe sich zur Magenfläche biegt. Fig. 34 zeigt uns dieselbe Oberlippe (*lbr*) und die Basis der Oberkiefer (*md*), welche Anhänge der Haut zu beiden Seiten des Kopfes und des Mundes darstellen. Die folgende Fig. 35 stellt einen Frontaldurchschnitt des Kopfes dar näher zur Magenfläche. Auf demselben liegen vom Kopfe getrennt Teile der Oberkiefer und die Basis der Taster eng zusammengefügt mit der Wand der Kopfkapsel. Die folgenden Figuren der Frontaldurchschnitte des Kopfes stellen die Unterlippe und die Taster dar, wobei auf der Fig. 36 an der inneren Seite der Taster die Basis der Unterkiefer (*mx*) in Gestalt von Auswüchsen zu sehen sind. Folglich erscheinen die Unterkiefer in einem gewissen Stadium ihrer Entwicklung als innere Anhänge des ursprünglichen Endes der Taster und stehen in keiner Verbindung mit der Kopfkapsel. Fig. 37, welche den Frontaldurch-

schnitt der unteren Seite des Kopfes darstellt, zeigt uns ganz deutlich alle Mundorgane mit Ausnahme des Epipharynx und des Hypopharynx. Letztere bilden sich später.

Die histologische Struktur der Mundanhänge im Stadium der Verpuppung ist folgende: sie erscheinen, wie oben gesagt, als Falten der Haut, welche auf dem vorderen Paare der Histoblasten wachsen, wobei die Kopfhöhle unmittelbar in die Ober- und Unterlippe, die Ober- und Unterkiefer und Taster dringt. Die Höhle der Unterkiefer steht in Verbindung mit der Höhle der Taster. Ihrer Form nach erscheinen alle Mundanhänge bei ihrem Entstehen in der Puppe als Röhren. Die Wände der Röhren bestehen aus Epithelialzellen, die reihenweise geordnet sind; die allerdünnste Wand haben die Ober- und Unterkiefer. Die Grenzen der Zellen sind nicht deutlich zu sehen. Die Zellen, welche die Mundanhänge bilden, unterscheiden sich von denjenigen, aus welchen die Wand der Kopfkapsel besteht. Letztere haben eine spindelartige Form. Die Kerne der Zellen an den Mundanhängen sind deutlicher zu sehen, als in den Zellen der Kopfkapsel.

Die Bildung des Epipharynx und Hypopharynx ist an der Serie der Querschnitte der Puppe (Fig. 38 *hp*) zu sehen. Auf den Präparaten (Fig. 33—37) fehlt der Hypopharynx. Das auf der Fig. 38 dargestellte Präparat zeigt das anfängliche Stadium der Hypopharynxbildung, hier sehen wir nämlich, daß zu beiden Seiten der Unterlippe (*lb*), rechts und links, Vertiefungen da sind, so daß die Höhle der Unterlippe als aus zwei Teilen bestehend erscheint: einem kleineren Oberteil und einem größeren Unterteil (*hp*, *lb*). In den nächstfolgenden Stadien der Entwicklung (Fig. 39) vereinigen sich die Ränder der genannten Vertiefungen und schließlich trennt sich der obere Teil der Unterlippe vom unteren Teil. Aus dem Oberteil bildet sich der Hypopharynx, und der Unterteil erscheint als Unterlippe. Fig. 40 zeigt uns einen bereits ausgebildeten Hypopharynx. Nach der Bildung des Hypopharynx wird die anfangs zylindrische Unterlippe allmählich rinnenförmig, wobei die Rinne dadurch entsteht, daß die oberen Wände der Unterlippe sich nach innen ziehen.

Der Epipharynx bildet sich etwas später als der Hypopharynx. Längs der unteren Fläche der Oberlippe bemerkt man eine Zellenleiste, welche sich in die Lippenhöhle hineinzieht (Fig. 38—40 *ep*, *z*). Anfangs bildet diese Leiste ein Ganzes mit den Seitenrändern der Oberlippe, danach aber trennt sie sich von letzteren und bildet den Epipharynx. Beim Entstehen hat der Hypopharynx eine Höhle von

innen, die besonders deutlich an seiner Basis zu sehen ist, der Epipharynx dagegen erscheint vom ersten Moment seines Entstehens als Zellenleiste.

Die Unterkiefer erscheinen, wie oben erwähnt, anfangs als Anhänger der Taster und stehen in keiner direkten Verbindung mit der Kopfkapsel. Die Verbindung der Unterkiefer mit der Unterlippe und mit den Wänden der Kopfkapsel fügt sich später infolgedessen, daß der Kopf der Puppe beim Herauslassen des Imago aus derselben sich seitlich und von vorn nach hinten zu verkleinert und die Wände der Kopfkapsel sich den mit ihnen in Verbindung stehenden Anhängen nähern.

Auf diese Weise bilden sich bei *Culex pipiens* bei der Entwicklung des Kopfes eines ausgewachsenen Insekts aus der Puppe die Unterkiefer als Auswüchse der inneren Fläche der Taster und im Anfang der Entwicklung ist die Basis der Unterkiefer nicht mit der Kopfkapsel verbunden und zweitens sind die Anhänge des Epipharynx und Hypopharynx der ausgewachsenen Mücken Teile der Ober- und Unterlippe, nicht aber Auswüchse der Sternite oder etwa Falten des Schlundes.

Aus den Abbildungen KELLOGGS ergibt es sich, daß, bei der Entwicklung der ausgewachsenen Form aus der Puppe, die Mundorgane eines ausgewachsenen Insekts der Gattung *Semulium* sich aus den Mundorganen der Larve bilden. Offenbar findet ein solcher Fall, wie aus meinen Beobachtungen bei *Culex* zu ersehen ist, keineswegs bei allen Diptera statt und steht möglicherweise in Verbindung mit einer geringeren Länge der Mundanhänge von *Semulium* im Vergleich mit denen von *Culex*.

Wenn wir alles, was wir über die Mundanhänge der Insekten bereits angegeben haben, summieren, so sehen wir, daß eine vollständige Homologie der Mundanhänge aller Klassen der existierenden Insekten nur bei den Larven derselben zu suchen wäre. Leider wird auch hier diese Homologie, wie wir oben gesehen haben, durch eine ganze Reihe cänogenetischer Prozesse gestört, welche bei der Ontogenie der Insekten stattfinden.

Bei der Bildung eines ausgewachsenen Insekts spielen die cänogenetischen Prozesse eine noch größere Rolle im Vergleich zu den phylogenetischen und daher verändern sie noch stärker die ursprüngliche Homologie aller Organe der Insekten. Der von MENZBIER angestellte Versuch, z. B. im Kopfe der Fliegenpuppe vier Paar Histo-blasten zu suchen, mit andern Worten, für jedes Paar der Mund-

anhänge ein separates Paar Histoblasten anzugeben, kann als verfehlt gelten. Die Histoblasten treten als höchst eigenartige cänogenetische Prozesse auf, welche in einem späteren Stadium der Entwicklung der Insektenklasse erscheinen, und daher lassen sich die aus Histoblasten gebildeten Mundanhänge nicht als Homologa derjenigen betrachten, welche an jedem Körpersegment die Insektenembryonen haben und welche von den Segmentalanhängen der Vorahren der Insekten abstammen. Die Mundorgane der jetzigen Insekten kann man eher homodinale als homologe Organe nennen. Die Analogie der Mundanhänge erklärt sich nicht durch ihre Phylogenie, sondern durch die sog. Convergenz, d. h. die gleiche Funktion der Mundanhänge. Das Vorhandensein der Homologie unter den Mundanhängen der Insekten nur in den frühesten Stadien der Entwicklung des Embryo, bringt uns auf den Gedanken, daß die Absonderung der Insekten, ja wahrscheinlich auch aller andern Tiere, von ihren Vorahren mehr oder weniger ganz am Anfange des Entstehens der lebenden Organismen auf Erden stattgefunden habe. Dann konnten Rudimente der verschiedenartigsten Typen, Klassen und Gruppen erscheinen und sich gestalten, es konnten, möglicherweise, sogar Repräsentanten einiger Tiergeschlechter auftreten, welche in unveränderter Gestalt bis heutzutage existieren. In der Tat, nur wenn wir die oben erörterte Hypothese zulassen, erscheint es uns überflüssig, Modifizierungen der Organe mit einer Funktion in andre mit ganz verschiedener Bestimmung anzuerkennen, Modifizierungen die vom Standpunkte der modernen Physiologie und Morphologie schwer anzunehmen sind.

Ferner ist es selbstverständlich, daß in der ersten Entwicklungsperiode des organischen Lebens auf Erden die Stammeltern der jetzigen Formen keine angesammelten, angeerbten Merkmale haben konnten, folglich ein weites Feld für diese oder jene Varianten und Abweichungen von ihren Typen da war. Je weiter ein Merkmal auf ein gewisses Geschlecht (eine Rasse) übergeht, sagt DARWIN, desto anhaltender wird es in Zukunft übergehen. Die ersten Organismen hatten keine angeerbten Merkmale und daher waren sie dem Einfluß äußerer Faktoren zugänglicher, als die Organismen der gegenwärtigen Zeit.

Schließlich wenn wir die Möglichkeit einer Absonderung verschiedener Typen und sogar Geschlechter schon ganz am Anfange des organischen Lebens auf Erden in Betracht ziehen, eingedenk dessen, daß damals eine raschere Kompliziertheit der Organisation,

die Entstehung der einen Formen aus den andern möglich war — wenn wir das alles in Betracht ziehen, werden wir ein derartiges Faktum begreifen wie das Vorfinden in den ältesten Formierungen der Erdrinde völlig entwickelter Repräsentanten vieler Gattungen der Trilobiten, Igel, Insekten und anderer relativ hoch organisierter Geschöpfe, von denen viele bis zur gegenwärtigen Zeit in fast unveränderter Gestalt existieren.

Die offenbare Homologie in der Entstehung und Bildung der Organe bei den Tieren verschiedener Gruppen und Klassen erklärt sich in zahlreichen Fällen durch die sog. Convergenz, d. h. durch die sich bei weitem nicht scharf unterscheidenden Bedingungen, unter deren Einfluß sich die gegebenen Prozesse vollzogen haben und noch vollziehen.

Was den Kopfbau der Larve von *Culex pipiens* anbetrifft, so ergibt sich aus meinen Untersuchungen folgendes:

Die Mundhöhle von *Culex pipiens* larva besteht aus drei Buchten, die sich in die allgemeine Höhle hart beim Eingange in den Schlund begeben. Die erste unpaarige Bucht, deren oberer Rand als direkte Fortsetzung des oberen Gewölbes der Mundhöhle angesehen werden kann, liegt in median-sagittaler Fläche (Fig. 41 *sdv*). Beide andern Buchten ziehen sich parallel der Magenfläche ungefähr unter rechtem Winkel zu der unpaarigen Bucht (Fig. 42 *hdv*). In der Tiefe von Buchten unterscheidet sich das Epithel durch große und helle Kernkörperchen, während die Intima große Chitinnadeln bildet. Die allgemeine Mundhöhle ist mit dünnerem Epithel bekleidet und die Zellkörperchen desselben färben sich viel dunkler; die Intima besitzt keine Nadeln.

Der Schlund erscheint fäßchenförmig mit einer gut ausgebildeten Muskulatur (Fig. 43). Die Intima des einschichtigen Epithels bildet Fältehen und wird mit Safranin sehr stark gefärbt.

Die Muskulatur des Schlundes besteht aus folgenden Schichten (Fig. 43):

- 1) innere Ringmuskeln ( $M_1$ ),
- 2) innere Längsmuskeln ( $MI_1$ ),
- 3) mittlere Ringmuskeln ( $M_2$ ),
- 4) Membrana limitans intermedia ( $h M$ ),
- 5) mittlere Längsmuskeln ( $MI_2$ ),
- 6) äußere Ringmuskeln ( $M_3$ ),
- 7) äußere Längsmuskeln ( $MI_3$ ),
- 8) die Öffnung des Schlundes ausdehnende Muskeln ( $Dph$ , sowohl Fig. 8 *Dph*).

Alle drei Ringmuskelschichten interessieren uns dadurch, daß sie aus einer Reihe von großen, wohl noch nicht differenzierten Zellen bestehen. Sie besitzen ein sehr großes, sich schwach färbendes Kernkörperchen, welches eine deutliche Membran wahrnehmen läßt.

Im Cytoplasma, welches vollkommen homogen und durchsichtig erscheint, sind in einer gemeinsamen Richtung der Länge nach zwar ohne eine besondere Anordnung, einzelne Fibrillen zerstreut, die als differenziertes Plasma anzunehmen wären. Die Länge der Zellen übertrifft etwa viermal die des Diameters und in diesem Falle sind einzelne Fibrillen, die scheinbar einfacher konstruiert sind, als die andern Quermuskeln, deutlich zu sehen.

Die Muskeln, welche die Schlundhöhle ausdehnen (Fig. 42), gehen durch die Spalten in den Längsmuskeln und zwischen einzelnen Zellen der Ringmuskeln und zerfallen in die Fibrillen, die sich, indem sie das Epithel durchdringen, an der Intima befestigen.

Die letztere Art der Befestigung kommt bei allen Muskeln von allen Larven und Puppen verschiedener Insektenarten, die ich untersucht habe, vor. Der Kopf der Mückenlarve ist, außer den Augen und Fühlern, sehr reich an Gefühlsorganen, die aber nicht anders als Tastorgane erscheinen.

Am Scheitel befinden sich inmitten der gewöhnlichen Hypodermis rechts und links zwei besondere Gruppen von empfindlichen Zellen (Fig. 44).

Die Cuticula bildet hier Falten, wobei in jeder Falte sich das ausgestreckte Ende einer oder zweier Zellen befindet. Das untere Ende der Zelle ist zu einem langen und feinen Fortsatz ausgedehnt. Die Fortsätze vereinigen sich darauf zu einem Bündelchen, wo auch ein Nerv heranzieht.

Die niedere Bucht besteht aus einen hypodermalen Kißchen (Fig. 43 *k*) und an demselben befindlichen Hypopharynx (Fig. 45 *hp*). Das Kißchen ist von außen von einer verdickten gezähnelten Chitinschicht und innerhalb von großen Epithelzellen des Mundes (*Ept*) mit großen Zellkernen und zentralen Kernkörperchen umgeben. Am vorderen Ende des Kißchens (Fig. 43 *Ex*) sieht man zwei Zellen, die sich durch ihre Form und durch den dunkel zu färbenden Zellkern unterscheiden lassen. Es sind die letzten Zellen des allgemeinen Ductus der paarigen Speicheldrüse, die sich an der unteren Bucht zwischen dem Kißchen und Hypopharynx öffnet (Fig. 41 *A*). Der Hypopharynx (Fig. 45 *hp*) besteht aus einer ganzen Menge von Zellen mit etwas ausgebreitetem Boden, wo sich der Zellkern befindet, und

mit etwas ausgestrecktem und nach außen gerichtetem Ende (*T*). Diese Enden bilden Chitinnadeln (*Ch*), die zusammen wie eine Bürste aussehen. An den ganzen Apparat reichen zwei Nerven, rechts und links. Es sind keine Geschmackszellen vorhanden.

Hinter dem Hypopharynx, näher der Mundhöhle (Fig. 41 *T'*), befindet sich noch ein paariges Gefühlsorgan. Es ist in der Fig. 46 abgebildet worden. Es sitzt in der Vertiefung von Hypodermis und besteht aus einem Bündelchen von Zellen (*T<sub>x</sub>*), die auch von sich lange und dünne Chitinnadeln aussenden (*Ch*). Über diesem Organ sieht man eine Zelle (*T<sub>xx</sub>*), mit einer Borste (im ganzen sind zwei Zellen, je eine über jeder Hälfte des paarigen Organs). Diese Zelle (Fig. 47) ist bedeutend größer als alle umherliegenden Zellen, und ist in ein spitzes Ende ausgezogen, welches sich mit dem Nerven vereinigt. Die Borste selbst ist hohl, bildet also einen Kanal (*Cn*).

Unter der Unterlippe sind noch vier Tastorgane, die einander ähnlich sind (Fig. 41 *T<sub>2</sub>—T<sub>5</sub>*). Der Epipharynx besteht aus gleichen nur ein wenig komplizierteren Zellen. Sie bilden eine Reihe und dabei sind sie in einen Bogen gekrümmt, dessen innere Krümmung zur Körperachse gerichtet ist (Fig. 48 stellt zwei Zellen der linken Seite dar). Die Zelle endigt mit einem Chitinring (*Ac<sub>1</sub>*), dem ein Knie folgt (*Ch<sub>1</sub>*), einen stumpfen Winkel mit der Zelle bildend. Weiter folgt die zweite ringförmige Verdickung (*Ac<sub>2</sub>*) und dann das Chitinende, das in den äußeren Zellen die Form einer langen Nadel und in den inneren Zellen die Form eines Kammes hat, dessen Zähne zur Körperachse gerichtet sind.

Die mitgeteilten Angaben über den Kopfbau der Larve von *Culex pipiens* ergänzen bedeutend die früheren Untersuchungen RASCHKES über den Bau der Larve von *Culex nemorosus*.

Zum Schluß meiner Mitteilung halte ich es für meine angenehme Pflicht, meinen tiefsten Dank Herrn Dr. PETRUNKEWITSCH auszusprechen, welcher einige von seinen Präparaten der Larve von *Culex pipiens* zu meiner Verfügung stellte.

### Literaturverzeichnis.

- BECKER, Zur Kenntnis der Mundteile der Dipteren. Denkschr. mat.-naturw. Kl. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. XLV. 1882.  
 S. CARRIÈRE, Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* Fabr.) im Ei. Nova Acta Acad. Leop. Carol. der Natur. Bd. LXIX.  
 DIMMOCK, The Anatomy of the Mouth Parts and of the sucking apparatus of some Diptera. Boston 1881.



- G. ENDERLEIN, Beitrag zur Kenntnis des Baues der quergestreiften Muskeln bei den Insekten. Arch. f. Mikrosk. Anat. 1900. Bd. LV.
- W. FOLSOM, The Anatomy and Physiology of the Mouth-Parts of the Collembolan *Orchesella cincta* L. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. XXXV. Nr. 2.
- The Development of the Mouth-Parts of *Anurida maritima*. Ibid. Vol. XXXVI. Nr. 5.
- GEISE, Mundteile der Rhynchoten. Arch. f. Naturg. Bd. XLIX. 1883.
- M. A. GILES, Handbook of the gnats or Mosquitos. London, 1900.
- B. GRASSI, Die Malaria. Studien eines Zoologen. Jena 1901.
- K. HEIDER, Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus*. Jena 1889.
- F. HENNEGUY, Les Insectes. Morphologie, Reproduction, Embryogénie. Paris 1904.
- HEYMONS, Beiträge zur Morphologie und Entwicklung der Rhynchoten. Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol. der Natur. Bd. LXXIV. Nr. 3.
- NILS HOLMGREN, Zur Morphologie des Insektenkopfes. Diese Zeitschrift. LXVI. Bd. 3. Heft. 1904.
- CH. JANET, Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'insect. Paris 1899.
- V. L. KELLOGG, The development and Homologies of the Mouth-Parts of Insects. American Naturalist. 1902. Vol. XXXVI. No. 429.
- H. J. KOLBE, Einführung in die Kenntnisse der Insecten. Berlin 1889.
- K. KRAEPELIN, Zur Anatomie und Physiol. des Rüssels von *Musca*. Diese Zeitschrift. XXXIX. Bd.
- KUNCKEL D'HERCULAIS, Recherches sur organisation et le developpement des Dipteres. Paris 1881.
- N. LEON, Vorläufige Mitteilung über den Saugrüssel der Anopheliden. Zool. Anz. Bd. XXVII. Nr. 23—24.
- FR. MEINERT, Fluernes Munddele (*Troppi dipterorum*). Kiöbnhavn 1881.
- M. A. MENZBIER, Über das Kopfskelett und die Mundteile der Zweiflügler. Bull. soc. Imp. Nat. Moscou 1883.
- F. H. MÜGGENBURG, Der Rüssel der Diptera pupipara. Arch. f. Naturg. Bd. I. 1892.
- S. NUSBAUM, Zur Frage d. Segmentir des Keimstr. u. d. Bauchanhänge d. Insektenembryonen. Biolog. Centralbl. Bd. IX. 1889.
- A. J. PACKARD, A Text Boock of Entomology. London 1898.
- W. PATTEN, The Development of Phryganids with a Preliminary Note on the Development of *Blatta germanica*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIV.
- E. WALTHER RASCHKE, Die Larve von *Culex nemorosus*. Archiv für Naturgeschichte. 1887. Bd. I.
- M. RÉAUMUR, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. T. IV. Paris.
- VAN REES, Beiträge zur inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. Zool. Jahrbuch Morphol. Abth. Bd. III. 1888.
- FR. SCHAUDINN, Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaete*. Arbeiten aus dem K. Gesundheitsamte. Bd. XX. Berlin 1904.
- B. SOLGER, Zur Kenntnis und Beurteilung der Kernreihen im Myocard. Anatom. Anzeiger. Bd. XVIII.
- A. TICHOMIROFF, Zur Entwicklungsgeschichte des Seidenspinners *Bombyx mori*. (Russisch.) Arbeit. Labor. Zool. Mus. Moskau. Bd. I.
- G. ULMER, Über einige Trichopteren mit rüsselförmigen Kopfanhängen. Zool. Anz. Bd. XXVIII. Nr. 2.
- H. UZEL, Beiträge zur Entwicklung von *Campodea staphylinus* Westw. Zool. Anz. Bd. XX.

- E. VERNON, La evoluzione postembrionale degli arti cefalici toracali nel Bombyce del gelso. In: R. Stat. biolog. sperim. XV. Padova 1904.
- ALFRED WALTER, Beiträge zur Morphologie der Schmetterlinge. Separatabdruck aus d. Jenais. Zeitschr.
- A. WEISMANN, Die Metamorphose der Corethra plumicornis. Diese Zeitschrift. Bd. XVI.
- W. WESCHE, The Mouth-parts of the Nemocera and their relation to the other Families in Diptera. [Journ. of the R. microscop. Soc. 1904. part. I.
- W. M. WHEELER, The Embryology of Blatta Germanica and Doryphora decemlineata. Journ. of Morph. Vol. III.
- W. WILLEM, Recherches sur Collembolus et les thysanoures. Mem. cour. et mem. sav. étr. T. L. VIII. Bruxelles 1899—1900.

## Erklärung der Abbildungen.

### Bezeichnungen.

- |                                                                  |                                                                        |
|------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|
| <i>I, II, III</i> , Kopfteile der Mücke;                         | <i>gr<sub>m</sub></i> , Unterschlundgehirn;                            |
| <i>A</i> , die Öffnung des Ausführungsganges der Speicheldrüsen; | <i>h</i> , Hinterteil;                                                 |
| <i>a</i> , äußere Zellen;                                        | <i>hl</i> , Kopfhöhle;                                                 |
| <i>Ac<sub>1</sub>, Ac<sub>2</sub></i> , Chitinring;              | <i>hp</i> , Hypopharynx;                                               |
| <i>alb</i> , M. abductor labii;                                  | <i>hpx</i> , Hypopharynxzellen;                                        |
| <i>ant</i> , Antenne;                                            | <i>hyp</i> , Hypodermis;                                               |
| <i>b</i> , innere Zellen;                                        | <i>K</i> , Hypodermalkissen;                                           |
| <i>bm, bm<sub>1</sub></i> , Maxillenbasis;                       | <i>k</i> , Kinn;                                                       |
| <i>Ch, Ch<sub>1</sub></i> , Chitin;                              | <i>L<sub>i</sub></i> , Unterlippe der Larve;                           |
| <i>Ch<sub>2</sub></i> , Chitinring der Borste;                   | <i>lb</i> , Unterlippe der erwachsenen Mücke;                          |
| <i>Chp</i> , Chitinplatte des Schlundes;                         | <i>lbr</i> , Oberlippe;                                                |
| <i>cl</i> , Clypeus;                                             | <i>lbr</i> , M. levat. labii;                                          |
| <i>Cn</i> , Canal im Inneren der Borste;                         | <i>llb</i> , M. levat. labii;                                          |
| <i>Cut</i> , Cuticula;                                           | <i>M</i> , Mundöffnung;                                                |
| <i>Dph</i> , Musc. dilatatores pharyngis bei der Larve;          | <i>M<sub>1</sub>, M<sub>2</sub></i> , Ringmuskeln des Larvenschlundes; |
| <i>Det</i> , Ausführungsgang der Speicheldrüse;                  | <i>m</i> , Mittelteil des Kopfes;                                      |
| <i>emx</i> , M. extensor maxillae;                               | <i>md</i> , Mandibulae;                                                |
| <i>ep</i> , Epipharynx;                                          | <i>mdx</i> , Zellen der Oberkiefer;                                    |
| <i>Ep, ex</i> , Epithel;                                         | <i>m.ep</i> , M. epipharynx;                                           |
| <i>exm</i> , M. ext. und retr. mandibulae;                       | <i>M<sub>1</sub>—M<sub>5</sub></i> , Längsmuskeln des Larvenschlundes; |
| <i>fe</i> , Fulcrum;                                             | <i>ml</i> , Muskeln der Unterlippe;                                    |
| <i>fc</i> , Grenze der Unterlippe und des Kinnes;                | <i>m.pm</i> , Muskeln der Taster;                                      |
| <i>fm</i> , M. flexor maxillae;                                  | <i>mph<sub>1</sub>—9</i> , Schlundmuskeln der erwachsenen Mücke;       |
| <i>fp</i> , M. flexor palpi;                                     | <i>m.sp</i> , Muskeln des Ausführungsganges der Speicheldrüse;         |
| <i>fr</i> , Laminae frontalis;                                   | <i>mx</i> , Maxillae;                                                  |
| <i>Gag, gng</i> , Oberschlundgehirn;                             | <i>n</i> , Nerv;                                                       |
| <i>gn</i> , Wangen;                                              | <i>Nf</i> , Nervenfortsatz;                                            |
| <i>gr</i> , Grenze der Stirn und der Wangen;                     | <i>ph</i> , Pharynx;                                                   |

*phx*, *phx*<sub>1</sub>, Schlundzellen;  
*pm*, Palpus maxillaris;  
*pmh*, M. protr. mandibulae und hypopharynx;  
*pml*, M. protr. maxillae und labii;  
*rmh*, M. retract. mandibulae und hypopharynx;  
*rph*, Ringmuskel des Schlundes;  
*S*, *S*<sub>1</sub>, Kopffendoskelett;  
*Scl*, Sarkolemma;

*Sdv*, Medianbucht der Mundhöhle;  
*Sf*, Seitenfortsätze der Stirn;  
*Spr*, Querschnitt der Spritze;  
*st*, *st*<sub>1</sub>, Stirn;  
*T*<sub>1</sub>—*T*<sub>5</sub>, Sinnesorgane;  
*t*, Sehne;  
*tr*, Trachee;  
*Tx*, *Txx*, Borste der Sinnesorgane;  
*V*, Vorderteil des Kopfes;  
*Z*, Zelle.

## Tafel XII—XIV.

- Fig. 1. Kopf von *Culex pipiens* von oben.  
 Fig. 2. Kopf von *Culex pipiens* von der Seite.  
 Fig. 3—5. Querschnitte des Kopfes von *Anopheles*.  
 Fig. 6. Kopf von *Culex pipiens* von unten.  
 Fig. 7—8. Kopf von *Anopheles* von der Seite.  
 Fig. 9. Kopf von *Anopheles* von oben.  
 Fig. 10. Querschnitt des Kopfes.  
 Fig. 11. Flächenpräparat der Oberlippe, Epipharynx und Hypopharynx.  
 Fig. 12. Querschnitt des Kopfes von *Anopheles*.  
 Fig. 13—14. Oberkiefer von *Anopheles*.  
 Fig. 15. Unterlippe und Unterkiefer von *Anopheles*.  
 Fig. 16. Mundorgane und Schlund von *Culex*.  
 Fig. 17. Längsschnitt des Kopfes von *Anopheles*.  
 Fig. 18. Medianschnitt des Kopfes von *Anopheles*.  
 Fig. 19. Flächenpräparat der Mundorgane. Man sieht die Basen der Unterlippe, des Unterkiefers, der Taster und das Endoskelett.  
 Fig. 20—21. Längsschnitte des Kopfes von *Anopheles*.  
 Fig. 22. Gelenkverbindung der Unterlippe, Unterkiefer und Taster von *Anopheles*.  
 Fig. 23—25. Querschnitt des Kopfes von *Anopheles* (im vorderen Teile).  
 Fig. 26. Querschnitt des Schlundes von *Anopheles*.  
 Fig. 27—28. Querschnitte des Kopfes (im hinteren Teile).  
 Fig. 29. Mundorgane des *Anopheles*-Männchens.  
 Fig. 30—31. Querschnitt des Kopfes von *Anopheles*-Männchen.  
 Fig. 32. Ein Muskel von *Culex*.  
 Fig. 33—40. Querschnitte des Kopfes der *Culex*-Puppe.  
 Fig. 41. Medianschnitt des Kopfes der *Culex*-Larve.  
 Fig. 42, 43, 45. Frontalschnitte des Kopfes der *Culex*-Larve.  
 Fig. 44, 46—48. Sinnesorgane der *Culex*-Larve.

# **Finales und Causales über das Tripyleenskelett.**

Dritte Mitteilung über die Tripyleen der »Valdivia«-Ausbeute.

Von

**Valentin Häcker,**

Technische Hochschule, Stuttgart.

---

Mit Tafel XV und XVI und 13 Figuren im Text.

---

In einer ersten Mitteilung über die Tripyleen der »Valdivia«-Ausbeute (7) habe ich darauf hingewiesen, daß bei einigen zu den Aulacanthiden gehörenden Tiefenformen der Weichkörper von einer deutlich differenzierten, verhältnismäßig resistenten Sarkodeschicht umschlossen ist und daß diese membranartige Bildung gestützt und ausgespannt gehalten wird durch die hakenkranzähnlichen Endscheiben der Stachelverzweigungen (s. unten Fig. 10). Der ganze Stachelapparat erscheint so als ein von mechanischen Bauprinzipien beherrschtes Gerüst, welches jener membranartigen Außenschicht bei Druck und Stoß als ein federndes Widerlager dient. Damit war ein bestimmter Anhaltspunkt gewonnen, um auch für das Radiolarienskelett, zunächst auf deskriptivem Wege, eindeutige finale Verhältnisse aufzudecken und so auch von dieser Seite her in eine Formenwelt tiefer einzudringen, deren unerschöpfliche Mannigfaltigkeit seit HAECKEL's »Challenger«-Report geradezu sprichwörtlich geworden war und in welcher die alte Vorstellung von einer schrankenlosen, gleichsam spielenden Gestaltungskraft der organischen Natur einen letzten Rückhalt zu finden schien.

Es lag nun nahe, zu untersuchen, ob die mannigfaltigen Abweichungen im Aufbau des Gerüstwerkes, insbesondere die ähren-, trauben- und doldenförmigen Verzweigungsweisen der Radialstacheln, in Beziehung gebracht werden können zu bestimmten Modifikationen jener Hauptfunktion, in wie weit ihre Ausbildung durch Übernahme von Neben- und Ersatzfunktionen beeinflusst wird, und ob sich auf

diese Weise eine finale Abhängigkeit von der Beschaffenheit des äußeren Mediums nachweisen läßt, so wie dies von SCHÜTT und SCHIMPER für die Schalenfortsätze der Peridineen gezeigt werden konnte.

Wie ich in einem zweiten Aufsatz (8) mitgeteilt habe, lassen sich tatsächlich derartige Beziehungen deutlich erkennen. Insbesondere ergab eine Untersuchung der verschiedenen, aus dem Warm- und Kaltwasser, aus den Oberflächen- und Tiefenschichten stammenden Aulosphäriden und Sagosphäriden, daß die durch Temperatur und Salzgehalt bestimmte »innere Reibung« des Wassers einen Faktor darstellt, welcher die Gestaltung des Skelettes in eingreifender und regelmäßiger Weise beeinflusst.

Von vornherein ist freilich zu erwarten, daß das Verhältnis zwischen Skelettstruktur und Medium ein bedeutend verwickelteres ist und daß neben der inneren Reibung noch eine Reihe von andern Faktoren von formbestimmendem Einfluß sind. Solche mitwirkende Faktoren nachzuweisen, soll die Aufgabe des vorliegenden Aufsatzes sein. Gleichzeitig soll aber noch ein weiterer Schritt versucht werden: neben einer finalen Bedingtheit ist auch eine causale Abhängigkeit der Skelettformen von äußeren Faktoren anzunehmen, d. h. es darf wohl vermutet werden, daß gewisse Organisationsverhältnisse, die geometrische Grundform des Skelettes, die Masse der abgeschiedenen Hartsubstanz usw., durch die Beschaffenheit des Mediums ätiologisch, also in direkter Weise beeinflusst werden.

Nun bin ich freilich gänzlich außerstande, in dieser Hinsicht das mir vorliegende konservierte Material zu verwerten und infolge der Schwierigkeit, skelettbildende Radiolarien längere Zeit im Aquarium zu halten, scheint es mir überhaupt zweifelhaft zu sein, ob diesen Dingen jeweils auf einwandfreiem experimentellem Wege beizukommen ist. Indessen bin ich doch in der Lage gewesen, wenigstens einer Vorfrage etwas näher zu treten, nämlich der Frage nach der normalen Entstehungsweise des Skelettes. In dieser Hinsicht liegen bisher so gut wie gar keine sicheren Tatsachen vor und auch das in andrer Beziehung so reiche und ergiebige Material der »Valdivia« hat aus Gründen, welche unten erörtert werden sollen, nur wenige ätiologische Daten geliefert. Immerhin denke ich, daß die wenigen, im folgenden mitzuteilenden Beobachtungen wenigstens in prinzipieller Hinsicht von entscheidender Bedeutung sind und daß sie schon deswegen einiges Interesse bieten, weil sie mit den bei andern skelettbildenden Organismen gewonnenen Resultaten in verschiedener Hinsicht in Einklang stehen.

### Über finale Beziehungen zwischen äußeren Faktoren und Skelettstruktur.

Diejenigen äußeren Faktoren, deren formbestimmender Einfluß sich am Radiolarienskelett am deutlichsten geltend macht, sind die Dichtigkeit (spezifisches Gewicht) und vor allem die in gleichem Sinn wirkende innere Reibung (spezifische Zähigkeit) des Wassers<sup>1</sup>. Bei geringer Dichtigkeit und bei geringer innerer Reibung des Wassers ist es für den schwebenden Organismus zweckmäßig, sein Volumen einzuschränken und durch Vergrößerung des Querschnittes oder durch Bildung von Fortsätzen den äußeren Reibungswiderstand zu erhöhen. Bei größerer Dichtigkeit und bei größerer innerer Reibung des Wassers dagegen ist es für den Organismus möglich, im Interesse des Nahrungserwerbes oder des Schutzes das Volumen erheblich zu steigern und auf besondere Schwebeeinrichtungen in Gestalt von stab- und stachelförmigen Bildungen zu verzichten.

Da nun die Dichtigkeit und insbesondere die innere Reibung des Wassers in bekannter Weise vom Salzgehalt und von der Temperatur abhängig sind, so ist ganz allgemein zu erwarten, daß innerhalb einer bestimmten Gruppe von Formen die Bewohner von salzarmem und von warmem Wasser ein verhältnismäßig kleineres Volumen aufweisen und mit besonderen Schwebearrangen ausgestattet sind, daß dagegen die Bewohner von salzreichem oder auch von kaltem Wasser beträchtlich größere Dimensionen erlangen und weniger Wert auf die Ausbildung von stachelartigen Fortsätzen legen.

Diese Erwartungen finden nun tatsächlich in sehr vielen Fällen ihre volle Bestätigung. Was zunächst den Einfluß der genannten Faktoren auf das Volumen anbelangt, so konnte ich bereits in meiner ersten Mitteilung (7, S. 134 ff.) aus den Gruppen der Challengeriden und Conchariden einige Beispiele anführen, welche den

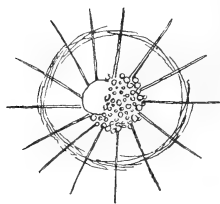
<sup>1</sup> Das gegenseitige Verhältnis der beiden Faktoren wird durch einen von WOLFGANG OSTWALD (17, S. 482) angegebenen Schulversuch veranschaulicht. Bringt man in zwei Glasröhren, von denen die eine Wasser, die andre eine Zuckerlösung enthält, feinen Sand und schüttelt die Röhren, so wird sich in der ersten Röhre der Sand rascher absetzen, als in der zweiten, weil Wasser eine geringere Dichtigkeit als die Zuckerlösung und demnach der Sand in der ersten Röhre ein größeres Übergewicht besitzt. Bringt man dann Sand in eine dritte Röhre mit Paraffinöl und verfährt in gleicher Weise, so wird sich der Sand nach dem Schütteln bedeutend langsamer setzen, als in den beiden andern Röhren, trotzdem das Paraffinöl eine geringere Dichtigkeit und der Sand demnach ein verhältnismäßig größeres Übergewicht, als in den beiden andern Medien besitzt. Hier ist die Ursache der geringen Sinkgeschwindigkeit des Sandes in der großen inneren Reibung oder spezifischen Zähigkeit des Paraffinöls gelegen.

enormen Größenunterschied zwischen oberflächlich lebenden Warmwasserformen und den Bewohnern der kühleren Tiefenschichten hervortreten lassen. Auf ganz ähnliche Verhältnisse stößt man, wie ich später (8, S. 595) hinzufügen konnte, bei den Aulosphäriden und Sagosphäriden, wenn auch hier speziell besonders hervorzuheben ist, daß ein Vergleich im allgemeinen nur innerhalb kleinerer Gruppen, dagegen nicht zwischen den Vertretern von entfernter stehenden Abteilungen durchgeführt werden kann. Daß eine derartige Einschränkung besteht, kann im übrigen nicht wundernehmen, wenn man bedenkt, daß auch die übrigen formbestimmenden Faktoren bei den verschiedenen Gruppen in verschiedenem Maß und in wechselnder Kombination zur Geltung kommen.

Ich möchte hier zunächst noch zwei Beispiele anreihen, welche den Einfluß des Mediums auf die Größe des Tieres besonders deutlich erkennen lassen. Weit aus die bekannteste Form unter den Tripyleen ist *Aulacantha scolymantha* Haeckel (Textfig. 1 und 2). Sie ist von den übrigen Aulacanthiden stets dadurch unterschieden, daß die Radialstacheln in ihrem distalen Drittel mit einer größeren Zahl von kurzen, nach außen gerichteten Zähnen versehen sind. Im übrigen weisen die Radialstacheln hinsichtlich ihrer Form, Breite und Wanddicke, sowie bezüglich der Zahl und Größe der Zähne beträchtliche Schwankungen auf. Auch die Zahl der Stacheln ist sehr verschieden. Während dieselbe in der Regel nur 30—40 beträgt, fanden sich in der »Valdivia«-Ausbeute nicht selten Exemplare, bei welchen sich 200—300 Radialstacheln nachweisen ließen.

Von den bisherigen Autoren wurde stets nur eine Form unterschieden und zwar galt als Typus die im Mittelmeer, speziell bei Messina vorkommende HAECKELsche *Aulacantha scolymantha* (Textfig. 1). Als Durchmesser des ganzen Tieres gibt HAECKEL 1—2, als Durchmesser des »Alveolenkörpers« 0,5—0,8 mm an. Wie ich mich in diesem Frühjahr in Neapel überzeugen konnte, weisen die Aulacanthiden des Neapler Golfes ungefähr die nämlichen Dimensionen auf, und ebenso fanden sich in der »Valdivia«-Ausbeute zahlreiche Individuen, welche hinsichtlich der Größe mit der Mittelmeerform durchaus übereinstimmen.

Auch sonst ist der Habitus bei den eben aufgezählten Formen der nämliche. Die Stacheln ragen, wenigstens beim konservierten und bei dem im Aquarium gehaltenen Material, mit ihrem distalen Drittel scheinbar vollkommen nackt über die Oberfläche des Weichkörpers hinaus. Nur bei Färbung des lebenden Objektes mit Me-

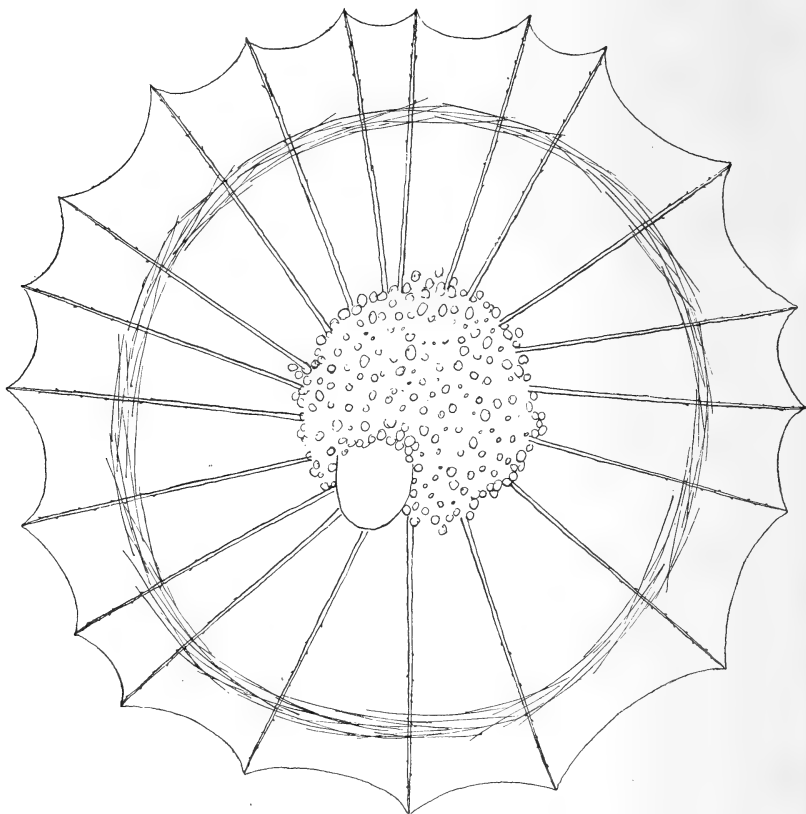


Textfig. 1.

*Aulacantha scolymantha typica*  
aus Neapel. Gefischt in einer  
Tiefe von 100 m. Vergr. 26.

thylenblau oder Neutralrot lassen sich an den Stacheln zuweilen zarte, körnchenführende Plasmasciden nachweisen.

Was die Vertikalverbreitung dieser typischen *Aulacantha scolymantha* anbelangt, so kommt dieselbe im Golf von Neapel, wie Lo BIANCO (11) aus einer Anzahl von Schließnetz-fängen entnehmen konnte, sowohl in den Schichten zwischen 50—100 m, als auch in

Textfig. 2. *Aulacantha scolymantha bathybia* nov. subsp. aus dem Atlantik. Tiefenform. Vergr. 26.

beträchtlich größeren Tiefen (1200 m) vor<sup>1</sup>. Ebenso fand sie sich im »Valdivia«-Material sowohl in Planktonfängen aus 0—200 m Tiefe, als

<sup>1</sup> Das an der Zoologischen Station von Neapel zur Beobachtung kommende *Aulacantha*-Material stammt nach der an der Station üblichen Bezeichnungsweise aus der »Tiefe«, d. h. aus etwa 100 Metern. Nur bei stürmischem Wetter werden *Aulacanth*en auch an der Oberfläche erbeutet.



auch in Schließnetzfüngen, welche die Schichten zwischen 1000 und 1700 m deckten. Im ganzen wird man also die typische *Aulacantha scolymantha* als eine pantoplanktonische (besser wohl: pamplanktonische) Form im Sinne der von LO BIANCO vorgeschlagenen Terminologie bezeichnen dürfen.

Im Gegensatz zu dieser Zwergform fand sich im »Valdivia«-Material in fast allen Meeresgebieten, aber ausschließlich in tiefen Vertikalnetzzügen eine große, mit derbem Weichkörper und derbem Skelett ausgestattete Form, die ich als *Aulacantha scolymantha bathybia* bezeichnen möchte (Textfig. 2). Sie ist schon durch die Größe von der *Aul. scolymantha typica* wesentlich unterschieden, insofern der Durchmesser des ganzen Tieres 3—4, der des Weichkörpers allein 2,5—3 mm beträgt. Auch sonst ist der Habitus unverkennbar ein anderer, als der der Zwergform, insbesondere fanden sich häufig Exemplare, bei welchen sich eine deutliche, baldachinartig von den Stacheln getragene extrakalymmale Sarkodehaut nachweisen ließ.

Wir haben es also hier mit einer Rasse zu tun, welche sowohl durch ihr Vorkommen als durch den ganzen Habitus als eine Tiefenform, d. h. als eine Bewohnerin der von 400—1000 m reichenden Zone, charakterisiert ist<sup>1</sup>. Übergänge zwischen beiden Formen finden sich im »Valdivia«-Material nicht, auch ist es ausgeschlossen, daß etwa die pamplanktonische Zwergform ein jüngeres Entwicklungsstadium der skotoplanktonischen Unterart repräsentiert<sup>2</sup>.

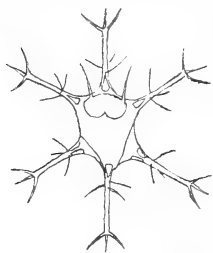
So kommen wir zu dem Schluß, daß innerhalb der Species *Aulacantha scolymantha* zwei Formen oder Rassen zu unterscheiden sind, von denen die eine *Aulacantha scolymantha typica*, eine pamplanktonische Zwergform ist, welche nicht bloß in bedeutenden Tiefen, sondern vermöge ihrer geringen Größe auch in den wärmeren Oberflächenschichten sich aufzuhalten imstande ist, während die andre,

<sup>1</sup> Vgl. das Schema in 7, S. 139. Die obere, von 0—400 m reichende Zone würde ungefähr LO BIANCOS Licht- und Schattenzone (Phao- und Knephoplankton) umfassen, die mittlere dürfte seiner Dunkelzone (Skotoplankton) entsprechen, während die untere, von 1000 bis 5000 m sich erstreckende Schicht etwa als Nachtzone (Nykto- oder Abyssoplankton) bezeichnet werden kann.

<sup>2</sup> Dagegen würde vor allem einzuwenden sein, daß BORGERT (1) bei der kleinen Mittelmeerform sämtliche verschiedene Arten der Fortpflanzung festgestellt hat, sowie die weitere Tatsache, daß bei der kleinen *Aulacantha scolymantha* sehr erhebliche Stachelzahlen (bis zu 120) vorkommen, während nach meinen Beobachtungen bei gleichgroßen Jugendformen anderer Aulacanthiden stets nur wenige (drei, sechs oder etwas mehr) und zwar diametral gelagerte Stacheln vorkommen.

*Aul. scolymantha bathybia*, eine anscheinend ausgesprochen skotoplanktonische Riesenform ist.

Als ein zweites Beispiel für die Größenunterschiede, welche zwischen oberflächlichen (bzw. pamplanktonischen) und zwischen ausgesprochenen Tiefenformen bestehen, führe ich noch zwei *Circoporus*-Arten an, welche hinsichtlich der Körperform, der Zahl der Stacheln und der Beschaffenheit ihrer Terminaläste eine ziemlich weitgehende Übereinstimmung zeigen, dagegen entsprechend ihrer verschiedenen Vertikalverbreitung erhebliche Größenunterschiede aufweisen (Textfig. 3 und 4). Die kleine Art, *Circoporus sexfuscinus* Haeckel (sensu strict.<sup>1</sup>), wurde von der »Valdivia«, sowohl im tropischen Atlantik,



Textfig. 3.

*Circoporus sexfuscinus* Haeckel  
(sens. strict.). Oberflächenform  
aus dem Indik. Vergr. 70.

als auch im Indik, in einer Anzahl von Planktonfängen in Tiefen von 0—200 m gefischt (St. 55, 220, 221, 226, 231), dagegen fanden sich von der großen Form, *Circoporus sexfurcus* Haeckel, einige offenbar lebensfrisch gefangene, mit reichlichem Phäodium ausgestattete Exemplare in der südatlantischen Station 120 in einem aus der Tiefe von 1000—1500 m stammenden Schließnetzfang vor.

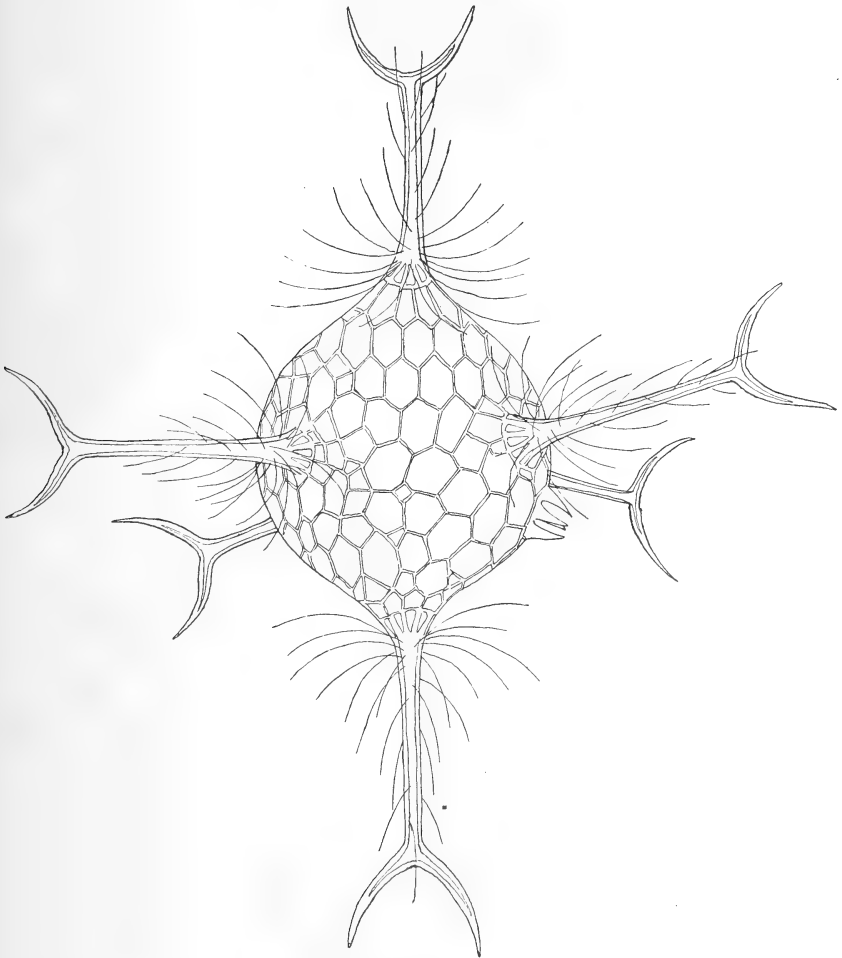
Noch mehr als die Größe des ganzen Tieres wird die feinere Struktur des Skelettes von der Dichtigkeit und inneren Reibung des Wassers beeinflusst. Meine diesbezüglichen Erfahrungen bei den Aulosphäriden und Sagosphäriden konnte ich (8, S. 602) dahin zusammenfassen, daß bei den großen von einer derben Sarkodehaut umhüllten Tiefen- und Kaltwasserformen die Skelettstruktur auf eine Verstärkung und Vervollkommenung des Stützapparates abzielt, während bei den planktonischen<sup>2</sup> Warmwasserformen die Tendenz zur Oberflächenvergrößerung den bestimmenden Faktor bildet.

Im ersteren Fall handelt es sich, mechanisch ausgedrückt, darum, die Sarkodehaut in einem bestimmten Abstand von der Gitterschale ausgespannt zu halten und demgemäß in zahlreichen, möglichst gleichmäßig verteilten Punkten zu unterstützen. Diesen Anforderungen genügen in besonders vollkommener Weise die Radialstacheln der *Aulo-scena*-Arten, z. B. der *Aul. atlantica* n. sp. (Textfig. 5). Die Stacheläste bilden hier eine terminale Krone, deren elastische Arme einen von

<sup>1</sup> Vgl. hierzu BORGERT, 2 und 3.

<sup>2</sup> Besser: phao- und knephoplanktonischen.

außen wirkenden Druck auffangen und auf den Hohlenschaft übertragen. Letzterer erhebt sich auf einem pyramidenähnlichen, aus gelenkartig verbundenen Stäben bestehenden Sockel und verteilt durch Vermitt-

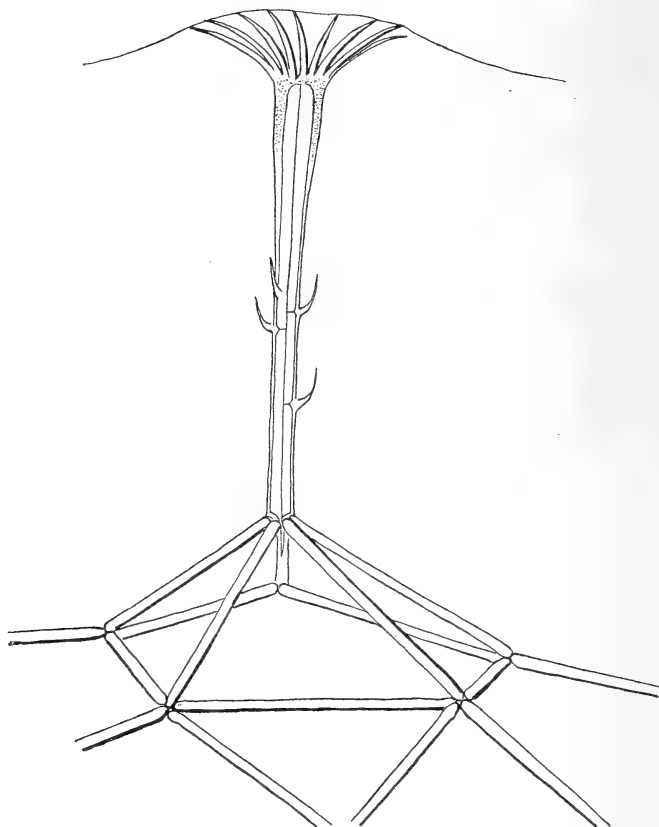


Textfig. 4.

*Circoporus sexfurcus* Haeckel Tiefenform aus dem Atlantik. Vergr. 70.

lung desselben die Wirkung des Druckes auf größere Bezirke der Gitterschale. Es entspricht durchaus den Konstruktionsprinzipien der Mechanik, wenn in unserm speziellen Fall, bei *Aulosцена atlantica*, der obere Abschnitt des Schaftes eine keulenförmige Verdickung zeigt, und so kann es auch, bei der weitgehenden Konvergenz, welche

zwischen den Aulosphäriden und Sagosphäriden besteht<sup>1</sup>, nicht wundernehmen, wenn die nämliche Form des Stachelschaftes bei einer Sago-



Textfig. 5.

*Auloscena atlantica* n. sp. Tiefenform. Vergr. 200.

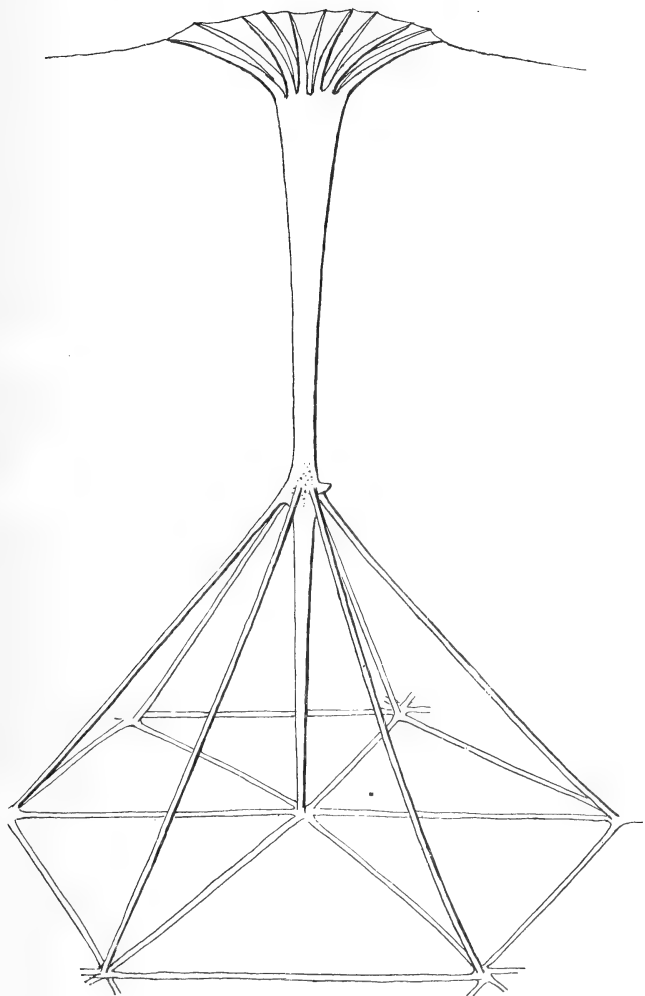
sphäride, nämlich bei *Sagenoscena lampadophora*<sup>2</sup> n. sp. (Textfig. 6), wiederkehrt.

In der zweiten Gruppe von Formen, bei den Bewohnern des

<sup>1</sup> Auf diese Konvergenzverhältnisse bin ich schon in meiner letzten Mittheilung (8, S. 602 ff, 634) ausführlich eingegangen. Es wurde dabei gezeigt, daß mit ganz verschiedenem Material — bei den Aulosphäriden sind es kräftige, durch Gelenke verbundene Hohlröhren, bei den Sagosphäriden biegsame, an den Enden miteinander verschmolzene Balken — Konstruktionen aufgeführt werden, welche äußerlich eine große Übereinstimmung zeigen und die nämlichen mechanischen Leistungen aufweisen.

<sup>2</sup> *λαμπάς* die Fackel.

weniger dichten und weniger viscösen Warmwassers, kommt es nicht darauf an, eine derbe Sarkodehaut auszuspannen, vielmehr soll die zarte Gallerte in zahlreiche Fortsätze ausgezogen und auf diese Weise



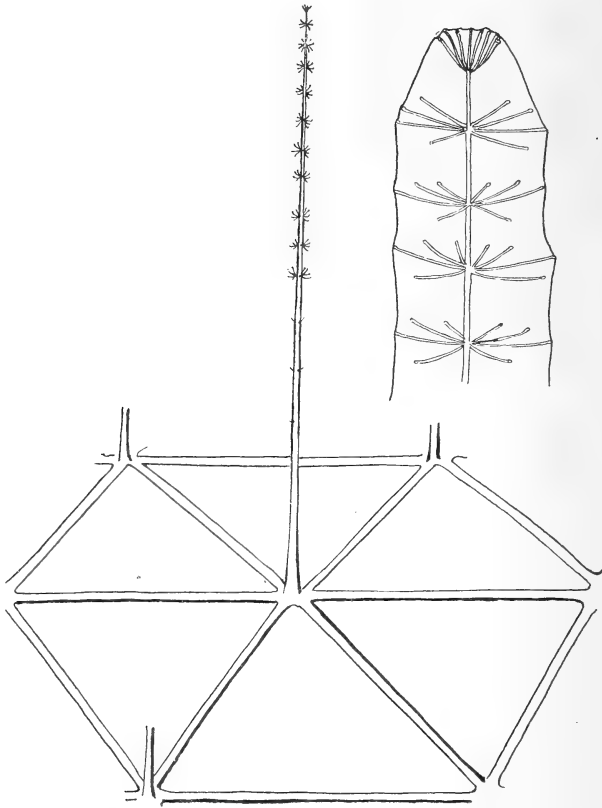
Textfig. 6.

*Sagenoscena lampadophora* n. sp. Tiefenform. Konvergenzbildung zu *Auloscena atlantica*. Vergr. 200.

der äußere Reibungswiderstand erhöht werden. Dieser Aufgabe genügen in vollkommenster Weise solche Stachelformen, bei welchen zahlreiche, knöpfchentragende Äste in regelmäßigen Quirlen übereinander angeordnet sind, beispielsweise die äußerst zierlichen Stacheln

der in den Oberflächenschichten des Mittelmeeres vorkommenden *Autosphaera elegantissima* Haeckel (Textfig. 7).

So sehen wir in den beiden genannten Tripyleenfamilien zwei Bauprinzipien zur Anwendung kommen, die auch sonst in der Organismenwelt eine wichtige Rolle spielen und insbesondere in den Blütenständen der Pflanzen ihr getreues Gegenstück haben, auf der

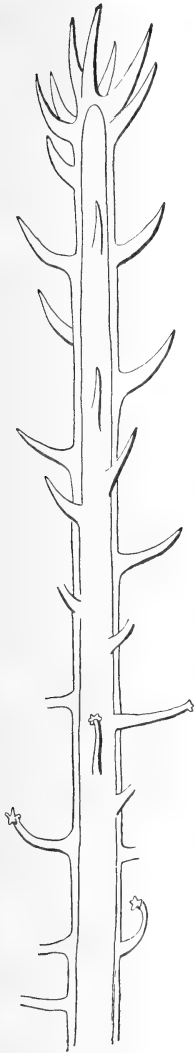


Textfig. 7.

*Autosphaera elegantissima* Haeckel. Oberflächen- und Warmwasserform. Vergr. der Hauptfigur 200. Daneben das Stachelende stark vergrößert.

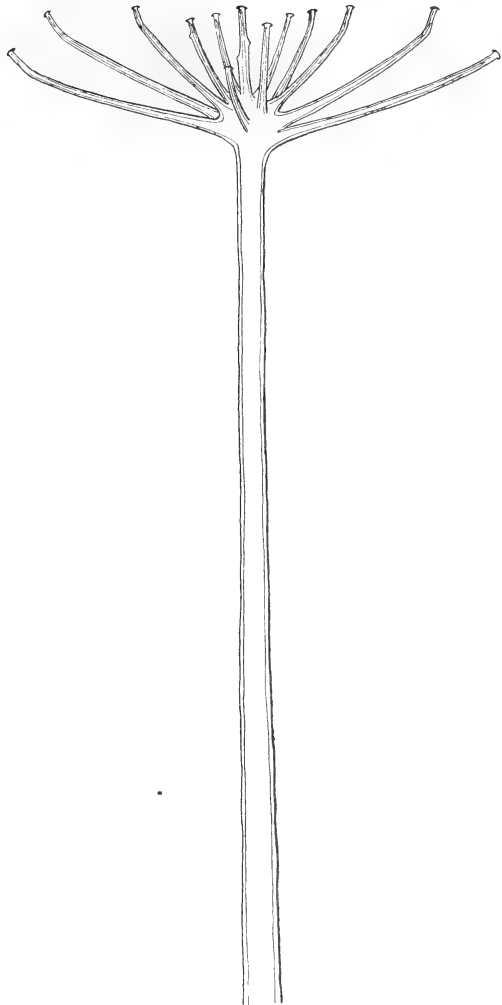
einen Seite in den verschiedenen Formen der Dolden, auf der andern Seite in den Ähren, Trauben und Rispen. Tatsächlich geht, wenn wir die Stacheläste mit den Blütenstielen und die bei vielen Tripyleen auftretenden Spathillen und Endknöpfe mit den Blüten vergleichen, die Ähnlichkeit zwischen den Stachelbildungen und den Blütenständen außerordentlich weit, trotzdem es sich weder um entwicklungsgeschichtliche Homologien, noch um funktionelle Analogien,

sondern um konstruktive Übereinstimmungen viel allgemeinerer Natur handelt.



Textfig. 8.

*Aulodendron heteracanthum* n. sp. aus  
dem Atlantik (vom »Gauß« gefischt).  
Vergr. 160.



Textfig. 9.

*Aulographonium antarcticum* n. sp. aus der  
Antarktis. Vergr. 160.

Die nämlichen Formverhältnisse kehren auch bei andern Abteilungen der Tripyleen, so namentlich bei den Aulacanthiden, wieder. Ausgesprochen ähren- und traubenförmige Stacheln finden sich bei den

Gattungen *Aulacantha* und *Aulodendron*, z. B. bei dem vom »Gauß« gefischten *Aulodendron heteracanthum* n. sp.<sup>1</sup> (Textfig. 8), das andre Extrem in Gestalt einer flach ausgebreiteten Dolde wird dagegen durch die Stacheln von mehreren *Aulographonium*-Arten<sup>2</sup>, insbesondere von *Aulographonium antarcticum* n. sp. (Textfig. 9) dargestellt.

Im ganzen gilt auch für die Aulacanthiden, daß im Tiefen- und Kaltwasser die Zahl der Stützpunkte vermehrt, im Warm- und Oberflächenwasser dagegen eine Oberflächenvergrößerung des Weichkörpers angestrebt wird. Indessen tritt dieses Verhältnis aus den früher erwähnten Gründen im ganzen nur bei einem Vergleich von näher zusammengehörigen Formen, insbesondere von verschiedenen Arten einer und derselben Gattung hervor, und es ist mehr ein Zufall, daß die beiden einander sehr fern stehenden Arten, welche oben als Beispiele für die Ähren- und Doldenform herangezogen worden sind, tatsächlich auch den Gegensatz zwischen einer Warm- und Kaltwasserform zur Darstellung bringen.

Nicht immer werden die beiden Ziele, Vermehrung der Stützpunkte und Vergrößerung der Oberfläche, in der für die Aulosphäriden und Sagosphäriden typischen Weise erreicht. Vielmehr können auch hier verschiedene Wege betreten werden, wofür die vorhin erwähnte Gattung *Aulographonium* einige besonders schöne Beispiele liefert. Im tropischen Atlantik und Indik findet sich eine von BORGERT (2) zuerst bei Capri gefischte Art, *Aulographonium mediterraneum*<sup>3</sup>, bei welcher sich die Dolde auf einen zentralen und drei bis fünf, meist vier seitliche Äste beschränkt (Textfig. 10). Dadurch ist eine be-

---

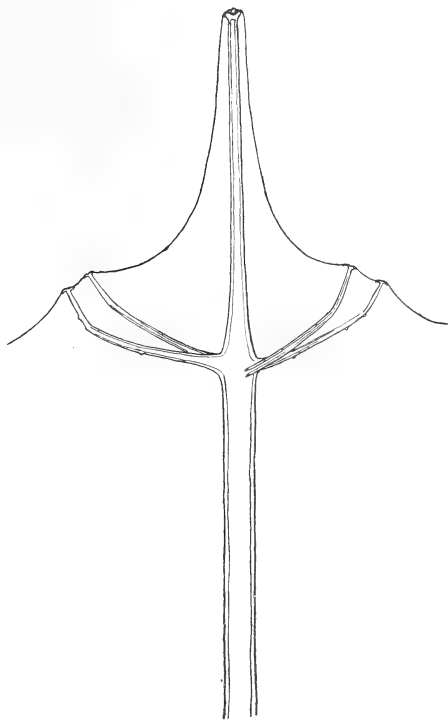
<sup>1</sup> *Aulodendron heteracanthum* n. sp. ist gekennzeichnet durch die ungleichartige Beschaffenheit der Stacheläste: in den mittleren Teilen des Stachels treten dieselben als eigentliche Äste mit unregelmäßigen Endspathillen, im distalen Abschnitt als kräftige, nach außen gekrümmte, spitzige Dornen auf. Von *Aul. pacificum* Haeckel (5, S. 1589, Tab. 105, Fig. 2) ist die neue Art außerdem durch den Mangel der knopfförmigen Endbildung des Stachelschaftes und die massive Beschaffenheit der Dornen und Äste unterschieden. Fundort: Atlantik, bei Ascension (»Gauß«).

<sup>2</sup> Mit IMMERMAN (10) zweige ich die HAECKELsche Untergattung *Aulographonium* als selbständige Gattung von *Aulographis* ab. Ich weiche jedoch von IMMERMAN darin ab, daß ich dieser neuen Gattung die HAECKELsche Bezeichnung *Aulographonium* belasse, während ich den von IMMERMAN benutzten FOWLERSchen Gattungsnamen *Aulocoryne* für die Species *Aulocoryne xetesios* reserviere.

<sup>3</sup> *Aulographonium mediterraneum* (BORGERT) = *Aulographis mediterranea*, BORGERT, 1901, S. 240, Tab. 11, Fig. 1 = *Aulocoryne dentata*, IMMERMAN, 1904, S. 59, Tab. 6, Fig. 8.



trächtliche Vergrößerung der durch die Endspathillen abgegrenzten Weichkörper-Oberfläche bedingt und tatsächlich weisen auch einzelne Funde darauf hin, daß man es hier mit einer Bewohnerin der oberflächlichen Warmwasserschichten zu tun hat. In den tieferen Schichten der wärmeren Meere ist eine andre Form weit verbreitet, bei welcher die Terminaläste infolge ihrer Anordnung den Weichkörper viel weniger stark ausbuchten<sup>1</sup>, und vollends bei der oben angeführten Kaltwasserform, *Aulographonium antarcticum*, bedingen Zahl und Stellung der Äste eine nahezu gleichmäßige Wölbung der äußeren Sarkodeschicht (Textfig. 9).



Textfig. 10.

*Aulographonium mediterraneum* (Borgert). Warmwasserform. Vergr. 160.

Damit sei die Beschreibung derjenigen Strukturen erledigt, bei welchen sich eine Abhängigkeit von Dichtigkeit und innerer Reibung des Wassers zu erkennen gibt. Die Gesamtheit der Beispiele, welche in diesem und dem vorhergehenden Aufsatz mitgeteilt worden sind, dürfte genügen, um die Annahme eines finalen Verhältnisses als eine gut zu begründende Hypothese erscheinen zu lassen.

Als einen weiteren formbestimmenden Faktor habe ich früher

<sup>1</sup> Die betreffende Form, *Aulographonium bicorne*, besitzt an den Radialstacheln sechs oder sieben, meist mit kräftigen Zähnen versehene Terminaläste. Von diesen sind vier oder fünf in einem Kranze angeordnet und gehen in schwach welligem Verlauf schräg nach außen, die zwei centralen sind stets gerade und bilden eine Gabel. Hierher gehört zweifellos auch die von IMMERMANN als *Aulocoryne candelabrum* bezeichnete Form (die echte HAECKELSche *Aulographis candelabrum* zeigt wesentliche und konstante Unterschiede). *Aulographonium bicorne* findet sich in meiner letzten Mitteilung (8, S. 589, Fig. 2) abgebildet und zwar unter der unrichtigen Bezeichnung: *Aulographis dentata*.

den allseitig wirkenden Wasserdruck hervorgehoben. Namentlich bei den Conchariden und Challengeriden weisen die mit dem Schließnetz aus sehr großen Tiefen heraufgezogenen Formen ein außerordentlich dickes Gehäuse auf (7, S. 134 ff.) und ebenso besitzen einige Aulosphäriden, welche mit großer Wahrscheinlichkeit gleichfalls als eigentliche Tiefenbewohner bezeichnet werden konnten, eine besonders grobmaschige, mit dickwandigen, pfostigen Radialstacheln versehene Schale (8, S. 610 ff.; vgl. oben Textfig. 5). Es mußte dahin gestellt bleiben, inwiefern es sich hier um ein finales oder causales Verhältnis handelt, höchstens konnte die Vermutung ausgesprochen werden, daß die Massigkeit der Skelettteile in einem gewissen Zusammenhang steht mit der für die Tiefenbewohner charakteristischen Volumvergrößerung und Derbheit des Weichkörpers.

Deutlichere Beziehungen bestehen, wie ich glaube, zwischen dem bei vertikalen Wanderungen sich geltend machenden einseitigen Wasserdruck und der Skelettstruktur.

Allerdings liegen noch keine direkten Beobachtungen vor, aus welchen mit Sicherheit entnommen werden kann, daß auch die Tripyleen in ähnlicher Weise, wie die Thalassicollen und koloniebildenden Radiolarien, in spontaner Weise vertikale Ortsveränderungen ausführen, und nur eine biologische Tatsache könnte zurzeit zugunsten einer solchen Annahme angeführt werden, nämlich der Umstand, daß sich in Schließnetzfangen aus sehr bedeutenden Tiefen (1000—3300 m) häufig zahlreiche Individuen von großen Challengeriden und Conchariden vorfinden, deren Weichkörper mit lebhaft gefärbten Algenzellen gleichsam vollgepackt ist. Man könnte sich nämlich zur Erklärung dieser auffälligen Erscheinung vorstellen, daß die betreffenden Tripyleen ihre Nahrung jeweils in höheren Horizonten aufnehmen und dann, vielleicht periodisch in die tieferen Wasserschichten herabsinken. Allerdings sind, wie hinzugefügt werden muß, auch andre Deutungen jener Befunde möglich, nämlich die, daß die Algen und ihre Dauersporen ihrerseits unter bestimmten Umständen in die eigentliche Dunkelzone herabsinken oder daß es sich bei der von den Tripyleen aufgenommenen Nahrung um absterbendes, zugrunde sinkendes Pflanzenmaterial handelt<sup>1</sup>.

Trotzdem also unzweideutige biologische Beobachtungen bezüglich der Vertikalbewegungen der Tripyleen nicht vorliegen, wird man

---

<sup>1</sup> Hinsichtlich der letztgenannten Möglichkeiten verweise ich auf die Arbeiten von NORDGAARD und JOERGENSEN (16, S. 87 ff.)

doch, wie ich glaube, auf indirektem Wege zur Annahme solcher Wanderungen geführt.

Nachdem früher gezeigt werden konnte, daß bekannte und kontrollierbare äußere Faktoren, wie die Dichtigkeit und innere Reibung des Wassers, einen tiefgreifenden Einfluß selbst auf minutiöse Verhältnisse des Skelettbaues ausüben, ist es erlaubt, umgekehrt auch aus der Struktur des Skelettes auf das Vorhandensein und die Wirksamkeit anderer äußerer Einflüsse zurückzuschließen. In der Tat möchte ich glauben, daß eine Reihe von sonst unverständlichen Formverhältnissen ohne weiteres eine einfache und befriedigende finale Erklärung finden, sobald wir uns zu der Annahme entschließen, daß die Tripyleen in Wirklichkeit vertikale Ortsbewegungen in spontaner und regelmäßiger Weise ausführen.

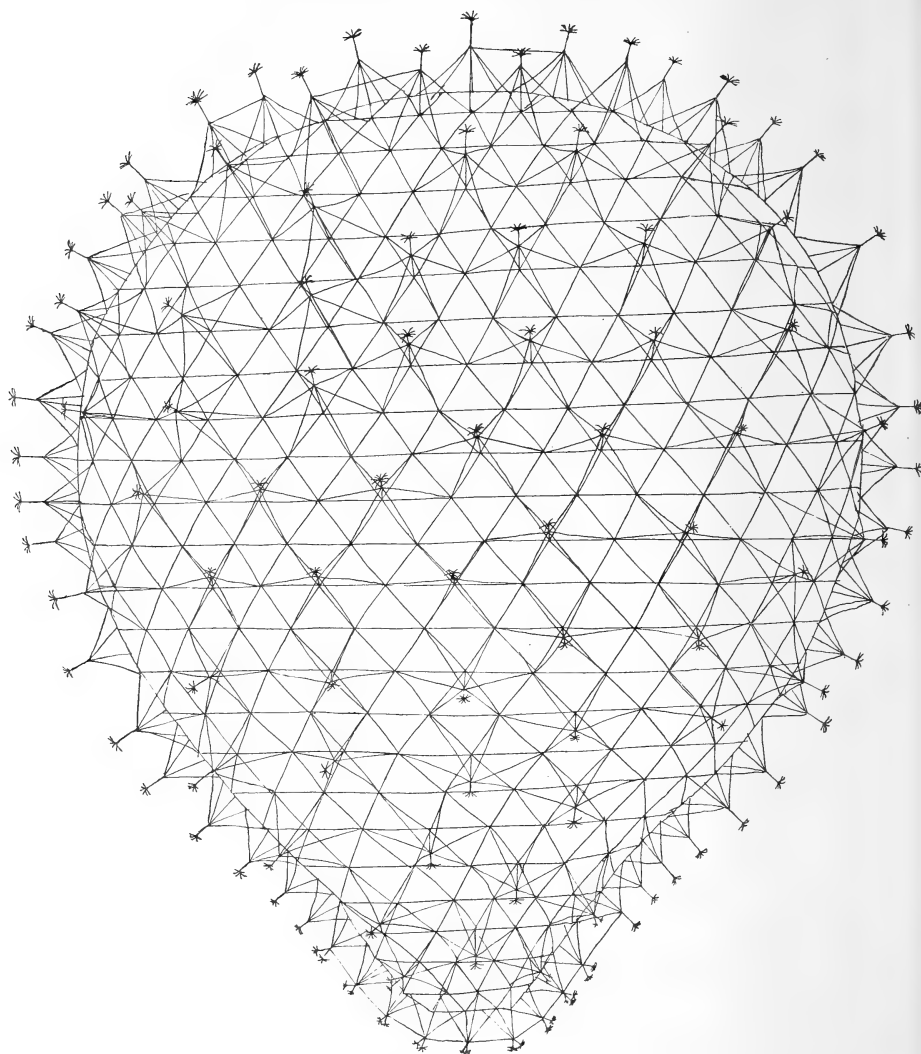
Es sei zuerst nochmals der tiefenbewohnenden Conchariden und Challengeriden gedacht, welche, wie ich früher mitgeteilt habe (7, S. 134 ff.), außer durch die Größe und Derbheit der Schale, auch durch die seitliche Abplattung derselben von den ihnen nahestehenden Oberflächenformen unterschieden sind. *Challengeria Naresii* und *Thomsoni* besitzen demgemäß scharfkantige, linsenförmige Gehäuse und bei den gleichfalls linsenförmigen *Conchopsis*-Arten ist sogar ein ausgesprochener, die ganze Schale umgebender Kiel vorhanden (7, S. 137, Fig. 6 b). Ich glaube nun, daß diese Formverhältnisse ohne weiteres verständlich sind, wenn man annimmt, daß die Tiere mit ihrer Hauptebene senkrecht im Wasser schweben und dasselbe in vertikaler Richtung zu durchschneiden imstande sind<sup>1</sup>.

Während bei den eben genannten Tripyleen lediglich die allgemeine Körperform durch die lokomotorische Funktion und durch das Bedürfnis, bestimmtergerichtete Widerstände zu überwinden, bedingt wird, lassen sich bei andern Tiefenbewohnern auch die feineren Strukturverhältnisse zur vertikalen Ortsbewegung in Beziehung bringen.

Ein besonders lehrreiches Beispiel stellt *Sagenoscena irmingeriana* Borgert dar (Textfig. 11). Was zunächst die birnförmige Gestalt anbelangt, welche diese bipolare Art speziell in der Antarktis zu besitzen pflegt,

<sup>1</sup> Speziell für die Conchariden möchte ich annehmen, daß die Schalenspalte senkrecht steht. Gegen die Annahme HAECKELS, daß die Schalenspalte horizontal liegt und daß also die beiden Schalenhälften, wie bei den Brachio-poden, als dorsal und ventral zu bezeichnen sind, sowie gegen die Möglichkeit, daß die Schalen im Wasser eine horizontale Lage haben, scheinen mir die geschwänzten Formen, insbesondere *Conchoceras caudatum* zu sprechen. Es ist schwer sich vorzustellen, daß dieselben sich in einer der beiden erwähnten Orientierungen im statischen Gleichgewicht befinden.

so legt schon die Ähnlichkeit mit einem Luftballon den Gedanken nahe, daß diese Körperform mit einem gewissen Steigvermögen im



Textfig. 11.

*Sagenoscena vimingeriana* Borgert. Birnförmiges Individuum mit ungleich differenzierten Polen. Etwas schematisiert (die Maschen sind im Verhältnis zur Gesamtgröße zu groß, ihre Zahl daher zu gering). Länge 4,5 mm, Breite 3,5 mm. Hierzu Taf. XVI, Fig. 1: Stumpfer Pol.

Zusammenhang steht. Man wird dabei die Frage zu erheben haben, ob der stumpfe oder der spitzige Pol im lebenden Zustand nach oben gerichtet ist, eine Frage, die ich bei den Tuscaroren in ersterem

Sinne beantworten zu können glaubte (7, S. 150). Nicht bloß die äußere Ähnlichkeit mit den Metatrochophoren der Polychäten und mit manchen Ctenophoren, sondern insbesondere die Lagerungs- und mutmaßlichen Gewichtsverhältnisse der Zentralkapseln und des Phäodiums veranlaßten mich zu dieser mit HAECKELS Auffassung im Widerspruch stehenden Ansicht. Einen endgültigen Beweis für dieselbe vermag ich auch jetzt nicht zu liefern, aber es scheint mir, daß meine Auffassung in einer neuerdings gemachten Beobachtung einen weiteren Rückhalt findet. In Neapel hatte ich wiederholt Gelegenheit, größere Mengen frisch gefangener Collozoen im Aquarium zu beobachten und dabei festzustellen, daß die, allerdings in Minderzahl befindlichen birnförmigen Individuen sich auf die Dauer stets mit dem stumpfen Pole nach oben einstellten.

Nehmen wir also auch für *Sagenoscena* diese Orientierung als die normale an und gehen zur feineren Struktur der Gitterschale über. Die Radialstacheln zeigen die aus dem Früheren bekannte Gliederung in Krone, Schaft und pyramidenähnlichen Sockel und zwar stehen die Chrysanthemum-ähnlichen Köpfchen so dicht, daß der weitaus größte Teil der dreieckigen Maschen der Gitterschale durch die Pyramiden gedeckt ist (Textfig. 11). Ein charakteristischer Unterschied ist nun zwischen den seitlichen und den polaren Partien des Skelettes zu erkennen: während in den Seitenteilen der Schale die benachbarten Radialstacheln vollkommen freistehen und eine regelmäßige Anordnung zeigen, sind dieselben am stumpfen Pole größtenteils paarweise, manchmal auch zu dreien verkoppelt und zwar durch tangential Balken, welche die Spitzen der Pyramiden miteinander verbinden (Taf. XV, Fig. 1). Nicht selten sieht man am stumpfen Pole des weiteren, daß außer dem axialen Stab auch noch ein oder zwei andre Pyramidenstäbe sich über die Spitze hinaus verlängern und vollständige oder rudimentäre Kronen tragen (Taf. XV, Fig. 1, Mitte). Noch ausgeprägter treten die genannten Differenzierungen am spitzigen Pole hervor. Hier sind sämtliche Pyramidenspitzen untereinander durch Tangentialbalken verbunden (Textfig. 11), so daß das Skelet an dieser Stelle, ähnlich den Schalen von *Sagenoarium* und denjenigen der koloniebildenden Tusearoren, im wesentlichen den Bau eines Fachwerkes aufweist, in welchem die eigentliche Gitterschale die innere Gurtung, die Pyramidenstäbe die Füllungsglieder oder Streben und die Tangentialbalken die äußere Gurtung darstellen. Dazu kommt, daß am spitzen Pole nahezu sämtliche Pyramidenspitzen mit drei, in der Regel ziemlich gleichmäßig ausgebildeten Kronen ausgestattet sind.

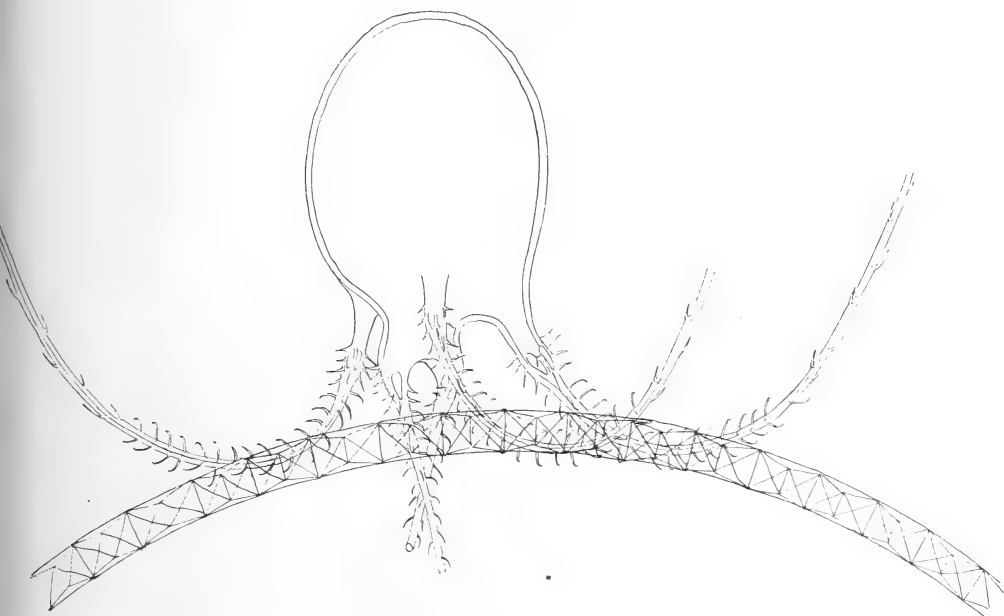
Welche Bedeutung haben nun diese Differenzierungen? Offenbar wird durch die tangentielle Verkoppelung der Pyramidenspitzen eine seitliche Versteifung der Radialstacheln bewirkt und durch die Vermehrung der Kronen die Zahl der Stützpunkte für die Sarkodehaut vergrößert. Warum dies gerade an den beiden Polen geschieht, ist ohne weiteres einleuchtend, wenn man eine Fähigkeit zu vertikalen Ortsbewegungen voraussetzt. Beim Steigen und Sinken haben die vorausgehenden Pole einen größeren Druck zu überwinden, als die seitlichen Partien der Wandung und so sehen wir hier an Stelle von Kiel- und Wasserbrecher-ähnlichen Einrichtungen, wie sie sich bei andern Formen finden, eine bedeutende Verstärkung des Stützskelettes zur Anwendung gelangen.

Warum die seitlichen Balken in ihrer Mitte mit einer Anzahl von Zähnchen und Dornen ausgestattet sind und warum die beiden Pole in ungleicher Weise differenziert sind, darüber möchte ich zurzeit noch keine Ansicht äußern.

Es soll zum Schluß noch ein formbestimmendes Moment erwähnt werden, welches gewissermaßen auf der Grenze zwischen äußeren und inneren Faktoren liegt, nämlich der für manche Tuscaroriden charakteristische Kolonieverband. In meiner ersten Mitteilung (7, S. 151 ff.) habe ich über die *Tuscarusa chuni* berichtet, von welcher sich mehrere vollständige Kolonien und einige größere Bruchstücke von solchen in dem antarktischen Material der »Valdivia« vorfanden. Die merkwürdige Erscheinung, daß die Einzelindividuen zusammenhaltende Gitterschale einen von den Einzelgehäusen vollkommen abweichenden Charakter zeigt, hatte in der an den Tübinger Vortrag angeschlossenen Diskussion zu dem Bedenken Veranlassung gegeben, ob nicht die betreffenden Funde so zu erklären seien, daß die Tuscaroren zufällig in die Gitterschale von Sagosphäriden hereingeraten sind. Indessen konnten diesen Bedenken die regelmäßige Art der Einfügung der Einzeltiere in die Gitterschale, ferner die konstanten, wenn auch allerdings geringfügigen Verschiedenheiten, welche die Gitterschale gegenüber den bisher bekannten *Sagenoarium*-Arten zeigt, und die regelmäßige Achtzahl der miteinander vereinigten Einzeltiere entgegengehalten werden, lauter Tatsachen, welche nicht gut mit der Annahme einer nur zufälligen Verbindung vereinbar sind.

Inzwischen hat die Untersuchung des vollständigen Tuscarorenmaterials der »Valdivia«-Ausbeute zu einer wesentlichen Erweiterung der Ergebnisse geführt. Nicht bloß die *Tuscarusa chuni* — welche im übrigen wahrscheinlich als geographische Unterart mit der

BORGERTSchen *T. globosa* verbunden werden muß —, sondern eine ganze Reihe von andern Tuscaroriden besitzen koloniebildende Entwicklungszustände. Insbesondere wurden von *Tuscarusa tubulosa* (John Murray), *T. Murrayi* Haeckel und *T. passercula* n. sp. nicht bloß zahlreiche Individuen mit anhaftenden Gitterresten gefunden, sondern vielfach waren auch noch zwei bis drei Individuen durch fetzenartige Partien der zertrümmerten Gitterschale verbunden. Von Interesse ist nun, daß bei den genannten Formen nicht bloß



Textfig. 12.

*Tuscarusa tubulosa* (John Murray). Pflaumenförmige Varietät mit gekreuzten Oralstacheln und gemeinsamer *Sagenoarium*-ähnlicher Gitterschale. Trop. Indik. Vergr. 40.

die feine Struktur der Gitterschale, sondern auch die Art der Verankerung der Einzelgehäuse gewisse spezifische Eigentümlichkeiten aufweist, was als ein weiterer Beweis für die Zusammengehörigkeit der Tuscaroren und der *Sagenoarium*-ähnlichen Gitterschalen betrachtet werden kann. So sind z. B. bei *Tuscarusa tubulosa* die Maschen der Gitterschale nur halb so groß als bei *T. chuni*, und während bei letzterer die Einzelgehäuse in fensterartige Öffnungen der Gitterschale gleichsam eingelassen sind, befinden sich bei *T. tubulosa* die Schalen der Einzeltiere außerhalb der Gitterschale und die Verbindung der letzteren mit den ersteren kommt dadurch zustande, daß die Oral-

und Aboralstacheln je mit ihrem hakentragenden Basalabschnitt durch die Gitterschale hindurchtreten (Textfig. 12).

Bemerkenswert ist nun vor allem, daß alle Formen, bei welchen Reste von Gitterschalen gefunden wurden, hinsichtlich der Anordnung der Aboralstacheln durchaus miteinander übereinstimmen und sich in dieser Hinsicht von der Mehrzahl der Tuscaroriden unterscheiden. Bei sämtlichen erstgenannten Formen entspringen nämlich die Aboralstacheln im oralen Drittel der Schale, gewöhnlich in nächster Nähe des Peristoms, und verlaufen von hier aus in stark geschwungenem Bogen zunächst in oraler und dann in aboraler Richtung. Wie nun die Fig. 12 zeigt, wird durch die Aboralstacheln speziell bei *T. tubulosa* die Befestigung der Gehäuse in der Gitterschale in der Weise bewirkt, daß die Stacheln die Gitterschale zweimal passieren und sich gewissermaßen in ihr Maschenwerk einhängen. Im Gegensatz zu den übrigen Tuscaroriden, bei welchen die Aboralstacheln im mittleren oder aboralen Schalendrittel entspringen, einen durchaus geraden Verlauf nehmen und im wesentlichen wohl als Schwebeapparate dienen, ist also bei den erwähnten Formen die Anordnungsweise und Verlaufsrichtung der Aboralstacheln hauptsächlich durch den Kolonieverband bedingt. Ähnliches dürfte auch für die spezielle Bewehrung der Stacheln gelten. Längs des gekrümmten Abschnittes sind nämlich die Aboralstacheln, ebenso wie die basalen Teile der Oralstacheln, mit zahlreichen gekrümmten Häkchen versehen, welche, wie sich wenigstens bei *Tuscarusa tubulosa* sehr wahrscheinlich machen ließ, die besondere Funktion haben, die Verankerung der Einzeltiere in der Gitterschale zu bewirken.

Die erwähnten vier Formen bilden alles in allem eine Gruppe, welche sich nach dem bisher vorliegenden Material durch die Koloniebildung und in Zusammenhang damit durch die Stellung und den Verlauf der Aboralstacheln von den übrigen Tuscaroriden scharf unterscheidet und daher als eine natürliche Abteilung, mindestens vom Range einer Gattung, betrachtet werden muß. In diese Gattung, welche die HAECKELSche Bezeichnung *Tuscarusa* zu führen hat, gehören wahrscheinlich noch ein paar andre seltenere Formen, welche die gleiche Schalenform und die nämliche Anordnung der Aboralstacheln zeigen, bei welchen aber bisher noch keine Gitterschalenreste gefunden wurden, nämlich *T. aëronauta* n. sp., *T. calathoides* n. sp. und *T. cepa* n. sp.<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Bezüglich der Diagnose von *T. aëronauta* vgl. 7, S. 146 und Fig. 16. *T. calathoides* n. sp. (καλάθος Handkorb). Schale dickwandig, kuppelförmig, im



### Über die ontogenetische Entstehung des Tripyleenskelettes.

Nachdem die Untersuchungen über die finalen Beziehungen zwischen Medium und Skelettstruktur zu einer Anzahl von befriedigenden Vorstellungen und Ausblicken geführt hatten, ergab sich als nächstes Ziel die Ermittlung der ätiologischen Momente, welche bei der Bildung des Skelettes wirksam sind. Es handelte sich um ein Gebiet, auf welchem wohl eine Reihe von beachtenswerten Hypothesen, dagegen noch sehr wenige tatsächliche Beobachtungen vorlagen, und welches daher, eine rechte terra incognita, noch manche Überraschungen in Aussicht stellte.

Es seien zunächst die von früheren Forschern erlangten Anschauungen und Resultate zusammengestellt, soweit sie sich auf die Skelettbildung der Radiolarien überhaupt und insbesondere der Tripyleen beziehen.

HAECKEL (6, § 210 hält es für wahrscheinlich, daß die Skelettteile der Radiolarien nicht direkt durch eine chemische Umwandlung der Pseudopodien und Plasmanetze, sondern daß sie durch Secretion entstehen. Indem die gelöste Skelettsubstanz (Kiesel, Acanthin) aus dem flüssigen in den festen Zustand übergeht, werden ihre Moleküle nicht in das Plasma eingelagert, sondern von ihm abgelagert. Übrigens sei ja bekanntlich der Unterschied zwischen diesen beiden Prozessen oft kaum (oder nicht) festzustellen. An einer andern Stelle (§ 149) spricht HAECKEL auch von einem Wachstum der Skelettteile. Bezüglich der Phäodarien (Tripyleen) wird speziell noch hervorgehoben, daß das Wachstum des Skelettes der Phäodarien mit besonderen Komplikationen verknüpft sein müsse, da es sich ja bei der Mehrzahl um hohle zylindrische, mit Gallerte gefüllte und oft mit einem axialen Kieselfaden versehene Silikatröhren handle.

DREYER (4) ist durch die Tatsache, daß das Vierstrahlergerüst bei den Rhizopoden, Spongien und Echinodermen selbständig und

---

wesentlichen mit der von *T. tubulosa* übereinstimmend. Peristom zylindrisch, mit zwei längeren und zwei kürzeren bedornten Oralstacheln, welche sich über die Peristomöffnung herüberbiegen und so dieselbe in Form eines Korbes nahezu vollkommen verschließen; drei Aboralstacheln; Stachelformel (3). Fundort: Indik (St. 175, in mehreren Exemplaren). *T. cepa* n. sp. (cepa, Zwiebel), Schale außerordentlich dünnwandig, zwiebel förmig, in der Gestalt der Schale von *T. Murrayi* einigermaßen ähnelnd. Peristom mit drei Oralstacheln, welche, ähnlich wie die von *T. globosa*, etwas verbreiterte, von zwei größeren fensterartigen Öffnungen durchbrochene Basen besitzen; drei Aboralstacheln. Stachelformel (3). Fundort: Indik (St. 215, ein Exemplar).

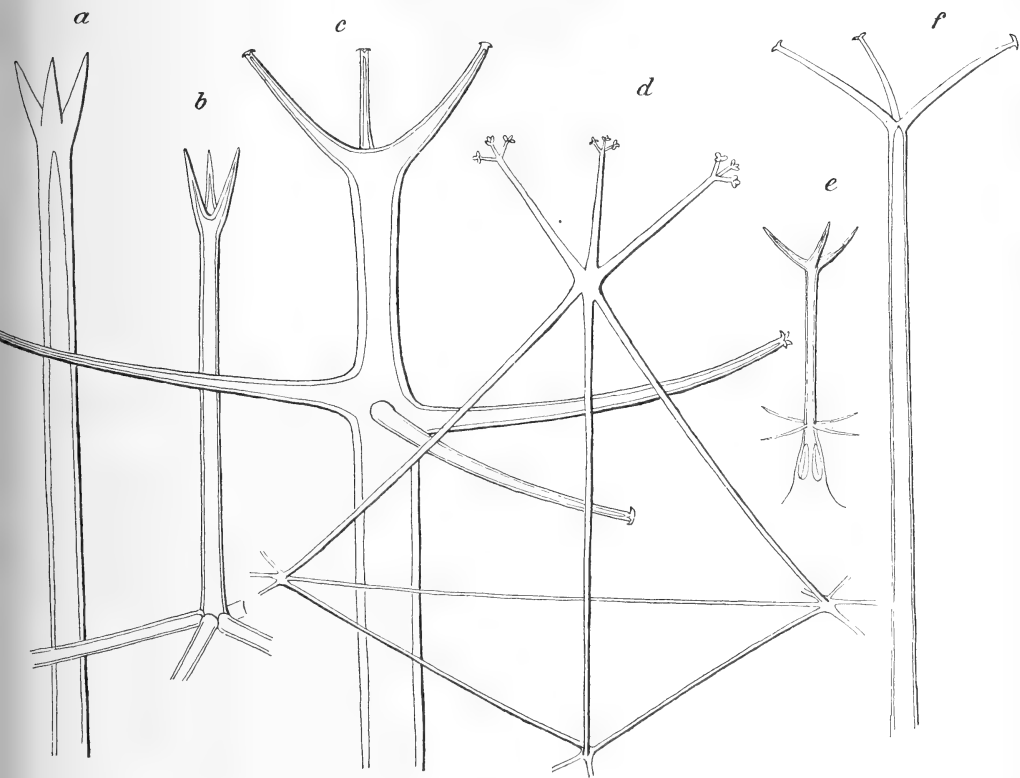
noch dazu unabhängig vom Baumaterial entstanden ist, zu der Anschauung geführt worden, daß der Vierstrahlertypus nicht durch die spezifische Lebenstätigkeit der Organismen, sondern durch allgemeingültige, rein mechanische Gesetze bedingt sein müsse. DREYER nimmt dabei Bezug auf die Ansicht F. E. SCHULZES (18), daß die Skeletteile der Kalkschwämme durch die Konfiguration des Weichkörpers, und zwar der Dreistrahler durch die Form der Poreninterstitien, die Vierstrahler durch die tetraedrischen, zwischen den kugligen Geißelkammern gelegenen Zwickel bedingt seien. Während es sich aber hier nach F. E. SCHULZE um ein finales Verhältnis handelt, insofern »diejenige Form und Lagerung der Festteile sich hat ausbilden müssen, welche unter den bestehenden Verhältnissen am besten geeignet war, die nötige Festigkeit der Körperwand herbeizuführen,« gelangt DREYER zu der Ansicht, daß die Vierstrahler durch die Blasenstruktur des Weichkörpers ätiologisch bedingt seien. Da nämlich die lebende Substanz, insbesondere auch der von Alveolen durchsetzte Weichkörper der Radiolarien, in seinem Aufbau von den Gesetzen der Blasenmechanik beherrscht sei und da diese die Bildung von vierstrahligen Kanten- und Wandsystemen bedingt, so muß auch die Abscheidung der Skelettsubstanz, mag es sich dabei um Verkalkung oder Verkieselung oder Verhornung organischer Teile handeln, dem Vierstrahlertypus folgen.

Ich möchte gleich hier einige Punkte hervorheben, welche von vornherein die Grenzen der Gültigkeit und den Erklärungswert der von vielen Seiten mit großer Sympathie aufgenommenen DREYERSchen Hypothese wesentlich einschränken.

Einmal ist zu sagen, daß, wenn man speziell die Tripyleen ins Auge faßt, der Vierstrahler der Häufigkeit seines Auftretens nach entfernt nicht so dominiert, wie man es der Hypothese zuliebe erwarten sollte, und daß sich auch da, wo die Vierstrahler als Haupt-Skelettelemente auftreten, stets daneben Varianten vorfinden, auf deren Entstehung die Hypothese kein Licht werfen kann. In Textfig. 13 sind die Stacheln derjenigen Tripyleen zusammengestellt, welche als eigentliche Repräsentanten des Vierstrahlertypus gelten könnten, bei denen sich jedoch durchweg Unregelmäßigkeiten nach dieser oder jener Richtung hin vorfinden.

So kommen bei *Aulographis pandora* Haeckel (Textfig. 13 a) und *Aulosphaera triodon* Haeckel (Textfig. 13 b) wohl niemals Individuen mit ausschließlich dreizinkigen, d. h. vierstrahligen Stacheln vor, vielmehr finden sich stets auch solche mit 2, 4 oder mehr Terminalästen. Die

nächste Form, *Aulopathis variabilis triodon* Haeckel (Textfig. 13 c) ist deshalb bemerkenswert, weil die Abweichungen vom Vierstrahlertypus, wie ich früher (7, S. 125) mitteilte, im wesentlichen an geographische Unterarten geknüpft sind. Unregelmäßigkeiten wieder anderer Art finden sich bei solchen vierstrahligen Stacheln, deren Äste sich sekundär verzweigen oder mit Seitenanhängen versehen sind: so können



Textfig. 13.

Vierstrahlige Stacheltypen. Vergr. 166. a, *Aulographis pandora* Haeckel. Trop. Atlantik. b, *Aulosphæra triodon* Haeckel. Trop. Indik. c, *Aulopathis variabilis triodon* (Haeckel). Antarktis. d, *Sagoscena floribunda* n. sp. Antarktis. e, *Circoporus sexfuscus* Haeckel (sens. strict.). Trop. Indik. f *Aulographis tristyla* n. sp. Trop. Atlantik.

die drei primären Äste bei den Radialstacheln von *Aulographis tristyla* n. sp. (Textfig. 13 f) und bei den Apicalstacheln von *Sagoscena floribunda* n. sp. (Textfig. 13 d) bald drei, bald nur zwei sekundäre Astchen aufweisen, und ebenso besitzt der früher erwähnte *Circoporus sexfuscus* Haeckel (Textfig. 13 e), dessen Radialstacheln meist drei Terminaläste tragen, also dem Vierstrahlertypus folgen, an der Basis eine wechselnde Zahl, nämlich 3, 4 oder 5 Seitendornen.

Angesichts der Unmöglichkeit, die neben dem Vierstrahler auftretenden Varianten mit Hilfe der DREYERSchen Hypothese causalmechanisch zu erklären, wird man zu dem Gedanken geführt, daß das, wenn auch nicht dominierende, so doch verhältnismäßig häufige Auftreten von dreizinkigen, d. h. vierstrahligen Radialstacheln in erster Linie auch wieder eine finale Bedeutung habe. Handelt es sich doch, wie wir gesehen haben, darum, die extrakalymmale Sarkodehaut ausgespannt zu halten, und hier wird nach geometrischen Gesetzen die dreizinkige Gabel diejenige Einrichtung sein, welche, bei möglichster Materialersparnis, in der vollkommensten Weise jener Aufgabe gerecht wird.

Ebensowenig als die genannten Fälle lassen sich nun auch gewisse Abnormitäten mit der DREYERSchen Hypothese vereinigen, so z. B. die in Taf. XV, Fig. 2 abgebildete Monstrosität von *Auloceros trigeminus* Haeckel. Während nämlich bei dieser Unterart die Radialstacheln normalerweise drei verzweigte Terminaläste haben, sind bei dem vorliegenden Exemplar bei sämtlichen Stacheln nur zwei Äste zur Ausbildung gelangt. Dieselben liegen aber nicht, wie dies sonst bei zweizinkigen Stacheln der Fall zu sein pflegt, in einer Ebene mit dem Stachelschaft, so daß sie mit diesem zusammen eine Art Gabel bilden, vielmehr sind sie bei sämtlichen Stacheln windschief abgebogen, gleichsam als ob der dritte Terminalast auch noch vorhanden wäre. Dieser Abnormität gegenüber versagt, wie ich glaube, die DREYERSche Hypothese völlig, sie kann vielmehr nur zurückgeführt werden auf eine im ganzen Weichkörper gleichmäßig zur Herrschaft gelangte, an allen Punkten desselben wirksame konstitutionelle Abweichung der formbildenden Sarkode<sup>1</sup>.

Ebensogroße Schwierigkeiten stellen sich der DREYERSchen Hypothese in den Weg, wenn man die regelmäßig sechsstrahligen Felder der Aulosphäriden- und Sagosphäridenschalen (vgl. Textfig. 5—7 und Taf. XV, Fig. 1) ins Auge faßt, kurz, es kann gesagt werden, daß wenigstens bei den Tripyleen die Fälle, in welchen die Hypothese als ausreichend betrachtet werden könnte, eine Minderzahl bilden.

Es soll im übrigen gleich hier darauf hingewiesen werden, daß die Hypothese auch dann, wenn ihr Grundgedanke richtig wäre, uns

---

<sup>1</sup> Auch bei andern Gruppen von Organismen würden sich der Annahme der DREYERSchen Hypothese Schwierigkeiten ähnlicher Art in den Weg stellen. Insbesondere ist zu erwähnen, daß nach MAAS (12, 14) die Vierstrahler der Kalkschwämme als Dreistrahler zur Anlage kommen und erst nachträglich den vierten Strahl erhalten.

sofort nach den ersten Schritten vor die große physiologische Unbekannte führt, nämlich vor die spezifische Konstitution des formgestaltenden Protoplasmas. An einem Beispiel mag dies deutlicher hervortreten. Nach DREYER kommen die Gitterschalen der Radiolarien dadurch zustande, daß in einer bestimmten Schicht des Weichkörpers Kieselsäure zur Abscheidung gelangt, wobei die in dieser Schicht befindlichen Vacuolen gewissermaßen die Form für die Porenöffnungen und das protoplasmatische Zwischenwandsystem, soweit dasselbe in der skeletogenen Schicht gelegen ist, das Modell für das Gitterwerk abgibt. Nun ist bekannt, daß die hauptsächlich in Betracht kommenden Schalen der Circoporidae, Challengeriden, Castanelliden und Conchariden hinsichtlich der Zahl, Anordnung, Größe und feineren Struktur der Porenöffnungen und bezüglich der Skulptur des Balkenwerkes eine außerordentliche Menge spezifischer Eigentümlichkeiten zeigen. Es müssen daher, auch wenn es sich wirklich bei der Entstehung der Gitterschalen nur um einen Abguß der in der skeletogenen Schicht befindlichen Vacuolen handelt, durch die spezifische Konstitution des Protoplasmas eine ganze Menge von Einzelverhältnissen bestimmt sein, vor allem der Abstand der skelettbildenden Schicht vom Weichkörpercentrum und ihrer Dicke, dann Anordnung, Größe und gegenseitiger Abstand der Poren, ferner in vielen Fällen, z. B. bei den Circoporidae, die regelmäßige Verteilung der Porengruppen, und endlich bei den Challengeriden und Conchariden die vielfach sehr komplizierte Gestalt dieser Schalenöffnungen. DREYER ist sich offenbar dieser Sachlage wohl bewußt gewesen, es scheint mir aber doch nicht unzumutbar zu sein, hier auf die natürlichen Grenzen nochmals hinzuweisen, welche in diesem Falle der rein mechanischen Erklärung gesteckt sind.

Von bestimmten Tatsachen aus hat neuerdings IMMERMANN (9) die Frage nach der Entstehung des Skelettes, speziell der Aulacanthiden in Angriff genommen.

IMMERMANN hat zunächst den in ätiologischer Hinsicht interessanten Nachweis geführt, daß bei einer Reihe von Aulacanthiden, die er mit Recht in einer besonderen Gattung (*Aulokleptes*) zusammenfaßt, nicht bloß die Tangentialnadeln, sondern auch die Grundlage der Radialstacheln durch Fremdkörper, nämlich durch die Gehäuse von verschiedenen Diatomeen, gebildet werden (vgl. auch unsre Fig. 11 auf Taf. XVI). Ausgehend von dieser Beobachtung und im Hinblick darauf, daß die Radialstacheln von *Aulokleptes* außerdem durch den Besitz von unregelmäßig verzweigten

Terminalästen und eine deutlich geschichtete Wandung ausgezeichnet sind, hat dann IMMERMANN zunächst bezüglich der Stachelbildung von *Aulokleptes* eine neue Hypothese aufgestellt, welche von der DREYERschen erheblich abweicht. Danach solle nach erfolgter Einstellung eines Diatomeengehäuses in die Richtung eines Pseudopodiums die Bildung des Radialstachels in der Weise erfolgen, daß das vor- und zurückfließende Pseudopodium jedesmal, wenn es eingezogen wird, sich mit seinem Oberflächenhäutchen an die Fremdkörperunterlage anschmiegt und, indem die letztere die Rolle eines Katalysators spielt, jeweils eine neue Kiesellamelle entstehen läßt. Die Entstehung der terminalen Verzweigungen erklärt IMMERMANN dadurch, daß beim Einziehen der Pseudopodien unregelmäßige Faltungen des Oberflächenhäutchens entstehen, welche, indem sie erhärten, die Grundlagen für die Astbildungen abgeben.

IMMERMANN ist der Ansicht, daß dieser, unter Benutzung einer Fremdkörperunterlage vor sich gehende Bildungsmodus ein primitives Verhalten darstellt und daß bei den übrigen Aulacanthiden, welche von *Aulokleptes*-ähnlichen Formen abgeleitet werden müssen, dieser Prozeß der Nadelbildung »durch Vererbung« so fixiert worden sei, daß nunmehr die Stacheln auch ohne Fremdkörpergrundlage ihre Entstehung nehmen können.

Erwähnenswert ist noch, daß IMMERMANN als Ausgangspunkt für die Stachelbildung bei den übrigen Aulacanthiden Vacuolen annimmt, welche in centrifugaler Richtung durch die sich ausstreckenden Pseudopodien, in centripetaler Richtung durch die Cohäsion des gesamten Weichkörpers spindelförmig ausgezogen werden.

Aus meinen eignen früheren Veröffentlichungen will ich noch das mit vier Centralkapseln ausgestattete Stadium von *Tuscarusa tubulosa* erwähnen (7, S. 155, Fig. 21), welches, wenn es sich wirklich um einen Teilungszustand und nicht um eine Abnormität handelt, beweisen würde, daß bei manchen Tripyleen auch das fertige Skelett noch die Fähigkeit des Wachstums und der Teilung besitzt.

Indem ich nunmehr zu meinen neuen Untersuchungen übergehe, möchte ich vorausschicken, daß das, was im folgenden vorzubringen ist, alles ist, was ich bei wiederholter Durchsicht meines gesamten Aulacanthidenmaterials aus demselben herauszuziehen imstande war. Wie in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht überhaupt, so verhält sich insbesondere in bezug auf die Frage nach der Skelettbildung das konservierte Radiolarienmaterial außerordentlich spröde, ohne daß bis jetzt zu erkennen wäre, inwieweit dies nur dem raschen Verlauf des

Prozesses oder einer gewissen Periodizität der Vorgänge, vielleicht einer Bevorzugung der Nacht- oder Morgenstunden, oder irgend welchen andern Umständen zuzuschreiben ist. Da wir indessen in bezug auf die ganze Frage noch ausschließlich auf konserviertes Material angewiesen sind, so scheint es mir geboten zu sein, die gesammelten Beobachtungen trotz des Vorhandenseins zahlreicher Lücken und trotz der Unsicherheit mancher Zusammenhänge zur Veröffentlichung zu bringen.

Bei der Durchmusterung der »Valdivia«-Ausbeute kamen mir bei den Aulacanthiden, insbesondere bei verschiedenen Formen der durch zwei Astquirle ausgezeichneten Gattung *Aulospathis*, nicht selten Stachelformen in den Weg, welche auf den ersten Blick als Entwicklungsstadien betrachtet werden konnten. So fanden sich z. B. Stacheln, bei welchen der Schaft an Stelle des terminalen Quirls mit einer runden Kappe abschloß (Taf. XV, Fig. 3), bei andern waren die terminalen Äste nur durch knopfförmige Ausstülpungen angedeutet (Fig. 4). Wieder in andern Fällen waren an Stelle des proximalen Quirls zahlreiche kleine, mit Endhaken versehene Anhänge vorhanden, welche an aufbrechende Blütenknospen erinnern (Fig. 5).

Trotz der Häufigkeit dieser Fälle trage ich nun doch aus zweierlei Gründen Bedenken, diese Stachelformen als normale Entwicklungsstadien anzusehen. Einmal scheint mir das Vorhandensein einer dicken, verkieselten Wandung gegen die Möglichkeit zu sprechen, daß die betreffenden Bildungen noch im Wachstum und Entwicklung begriffen sind. Dann aber spricht vor allem dagegen der Umstand, daß neben diesen Bildungen bei den betreffenden Individuen fast stets Abnormitäten unverkennbarer Art vorkommen. So zeigt z. B. der in Fig. 4 abgebildete Stachel eine Verkrüppelung der Äste des proximalen Quirls, die Fig. 5 eine im Vergleich zu den übrigen Stacheln des betreffenden Individuums ganz außerordentliche Vermehrung der Ästzahl.

Tatsächlich führen denn auch die im folgenden zu besprechenden Befunde von selber zu einer andern Auffassung. Danach würde es sich bei den eben erwähnten Stacheln von *Aulospathis* und andern Formen nicht um normale Entwicklungsstadien handeln, sondern um Entwicklungshemmungen, d. h. um Fälle, in welchen, um es kurz vor auszuschicken, die vollständige Verkieselung der Stachelwandung bereits auf einer frühen Stufe des Stachelwachstums eingesetzt hat.

Die entscheidenden Bilder, welche mich zu dieser Auffassung und

überhaupt zu bestimmten Vorstellungen betreffend die Stachelbildung der Aulacanthiden geführt haben, fanden sich bei einer Anzahl von Individuen von *Auloceros arborescens* (Haeckel) vor, welche von zwei Stationen (86 und 182) der »Valdivia«-Route stammen. Bei diesen Individuen wurden neben ausgebildeten Stacheln mit regelmäßig dichotomisch verzweigten, spathillenbewehrten Terminalästen verschiedene Nadelformen angetroffen, welche sich unschwer zu einer Reihe zusammenordnen und welche ich als wirkliche, normale Entwicklungsstadien ansehen möchte.

Das jüngste Stadium ist in Taf. XVI, Fig. 6a abgebildet. Der Schaft des Stachels zeigt bereits eine beträchtliche Wandverdickung und Verkieselung, dagegen sind die Terminaläste mit ihren Sprossen noch von einer dünnen Haut bedeckt, welche an ihrer Innenfläche eine feine Körnelung aufweist. Bei der Seltenheit dieser wichtigen Phase war es nicht möglich, durch chemische Reaktionen zu entscheiden, ob sich die dünne Hülle der Terminaläste etwa durch einen Mehrgehalt von organischer Substanz von der Stachelwandung unterscheidet und auf diese Weise die Möglichkeit des weiteren Wachstums und einer fortgesetzten Sprossung in sich birgt. Indessen glaube ich auch ohne die chemische Untersuchung dieses Bild, im Gegensatz zu den vorhin beschriebenen Entwicklungshemmungen, als eine wirkliche Etappe der Normalentwicklung ansehen zu dürfen, da sich dasselbe in schönster Weise dem Gesamtbild einfügt, welches man durch Aneinanderreihung der übrigen, häufigeren Stadien gewinnt. Ich will die durch Fig. 6a dargestellte Phase als das Stadium der Sprossung der häutigen Stachelanlage bezeichnen, wobei übrigens nochmals zu betonen ist, daß, mindestens am Schaft, bereits auch der Prozeß der Verkieselung seinen Anfang genommen hat.

Bezüglich der folgenden Stadien muß ich vorausschicken, daß bei weiterem Auswachsen der Sprossen die letzten Endverzweigungen eine außerordentlich zarte und zerbrechliche Beschaffenheit haben und daß man daher in den zunächstfolgenden Stadien die Spitzen der Zweige nahezu stets abgebrochen findet. Erst in späteren Stadien, wenn der Prozeß der Verkieselung auch die sekundären und tertiären Verzweigungen ergriffen hat und infolgedessen ihre Zerbrechlichkeit eine geringere geworden ist, lassen dieselben wieder einige interessante Einzelercheinungen des Entwicklungsprozesses erkennen.

Was nun die am Schaft und an den Hauptästen zu beobachtenden Vorgänge anbelangt, so spielt sich hier der Prozeß verschieden ab, je nach der Größe und dem Verzweigungsgrad der Stachelanlage.



Bei schwächeren Stacheln mit wenigen Verzweigungen ist deutlich zu erkennen, daß der Verkieselungsprozeß nicht, wie nach Fig. 6 *a* zu erwarten wäre, gleichmäßig vom Schaft in die Hauptäste fortschreitet, vielmehr bleibt allgemein die Spitze des Schaftes zunächst hinsichtlich der Wandverdickung und Verkieselung zurück und ist noch von der ursprünglichen, dünnen Haut umgeben, während in den Hauptästen bereits eine körnige Masse den ganzen Hohlraum bis auf einen feinen, an der Basis erweiterten Centralkanal ausfüllt (Fig. 6 *b*).

Der nächste Schritt besteht dann darin, daß der Verkieselungsprozeß auch auf den kuppenförmigen Spitzenabschnitt des Schaftes übergreift und die bis dahin körnige Füllmasse der Hauptäste eine homogene Beschaffenheit annimmt (Fig. 6 *c*).

Etwas komplizierter verläuft der Prozeß bei stärkeren Stacheln mit reichlicher Verzweigung. Hier sind deutlich zwei Phasen der Verkieselung zu unterscheiden. Zunächst tritt eine primäre Verdickung und Verkieselung auf (Fig. 6 *d*, *p*), wobei ebenfalls wieder die Schaftspitze zurückbleibt und in den Hauptästen ein weiter, in den sekundären und tertiären Verzweigungen sich fortsetzender Kanal (links bei *ck*) offen bleibt. Das Zurückbleiben der Schaftspitze ist speziell auf dem, in Fig. 6 *d* abgebildeten, bereits etwas vorgedrängten Stadium daran zu erkennen, daß um die Basen der Terminaläste herum die primäre Kieselschicht nicht ganzrandig, sondern zackig gesägt erscheint und daß hier die innersten Lamellen der primären Schicht noch nicht zur Abscheidung gelangt sind, ein Bild, welches verhältnismäßig häufig und zwar auch bei den schwächeren, wenig verzweigten Stacheln der ersten Gruppe zu beobachten ist.

Nachdem schließlich in dieser Weise Schaft und Terminaläste mit einer dicken, homogen gewordenen Kieselschicht versehen sind, beginnt die Ablagerung der zweiten Lage. In Fig. 6 *d* ist zu sehen, wie die weiten Kanäle der Terminaläste (*ck*) und die Spitze des Stachels mit einer körnigen Masse erfüllt sind, welche in den Terminalästen noch einen feinen Achsenkanal (*ck'*) übrig lassen kann und sich über das Stachellumen in Form eines gotischen Spitzbogens herüber wölbt. Wenn später diese sekundäre Füllmasse homogen geworden ist, erscheint sie mit der primären Schicht so vollkommen verschmolzen, daß die Äste bis auf einen feinen, sehr bald ebenfalls verschwindenden Centralkanal eine vollkommen massive Beschaffenheit aufweisen (Fig. 6 *e*).

Während diese Prozesse in der Umgebung der ersten Gabelung

Platz greifen, vollzieht sich auch die Verkieselung der sekundären, tertiären und höheren Verzweigungen, sowie die Bildung der Spathillen. Hervorzuheben ist, daß, wie an der Spitze des Schaftes, so auch an den übrigen Gablungen zunächst ein Hohlraum von der Verkieselung ausgeschlossen bleibt, von welchem sich feine Achsenkanäle in die jüngeren Zweige erstrecken. In Fig. 6 *d* ist dieser Hohlraum (*h*) an den tertiären, in Fig. 6 *e* an den quartären Gablungsstellen zu sehen.

Im Prinzip die nämliche Erscheinung ist auch an den Spathillen wiederzufinden, deren Häkchen gewissermaßen als äußerste Endverzweigungen des Stachels aufzufassen sind. Die erste Anlage der Spathillen erscheint als ein dünnhäutiges Bläschen, dessen Hohlraum mit dem Achsenkanal des äußersten Zweigstückes im Zusammenhang steht (Fig. 6 *d*) und welches als Homologon der an den unteren Gablungsstellen ausgesparten Hohlräume erscheint. In etwas späteren Stadien sind dann bereits die Häkchen der Spathillen zur Anlage gelangt und, da ihre Verkieselung früher erfolgt wie die des Endbläschens — ebenso wie z. B. die Verkieselung der Hauptäste derjenigen des Schaftendes vorangeht (Fig. 6 *b*) —, und da ferner die Membran des Endbläschens außerordentlich dünn und infolge ihrer Durchsichtigkeit nur schwer erkennbar ist, so erscheinen gewöhnlich die Häkchen als keilförmige Körnchen, welche zusammenhanglos um die Spitzen der Endverzweigungen gruppiert sind. In manchen Fällen erscheint das Endbläschen nicht kugelförmig, sondern mehr wie eine weitklaffende kraterförmige Spalte, deren Rande die Häkchenanlagen aufzusitzen scheinen (Fig. 6 *f*).

Blicken wir auf die ganze Reihe von Bildern zurück, so gelangt man etwa zu folgenden Vorstellungen von dem Verlauf der Stachelbildung, wie er sich bei der Gattung *Auloceros* abspielt.

Als Ausgangspunkt haben wir uns eine längsgestreckte, dünnhäutige, wahrscheinlich mit einer gallertartigen Flüssigkeit gefüllte Blase vorzustellen, welche wir uns mit IMMERMAN als eine in die Länge gezogene »Vacuole« oder besser »Alveole« denken können, mag dieselbe nun, wie IMMERMAN meint, durch mechanischen Zug gestreckt werden oder durch Eigenwachstum der plasmatischen Hülle ihre Gestalt erhalten. Daß ein solches dünnhäutiges Stadium tatsächlich bestehen muß, darauf weisen nicht nur die oben beschriebenen Anfangszustände hin, sondern auch die bei andern Aulacanthiden nicht seltenen Vorkommnisse, in denen der Stachelschaft eine Faltung oder scharfe Knickung aufweist. Jedenfalls kann man Bilder, wie sie der in Taf. XV, Fig. 7 wiedergegebene Stachel von

*Aulographis pandora* darbietet, nicht anders deuten, als indem man annimmt, daß der Stachel gewissermaßen in statu nascendi durch einen radiären Druck deformiert worden ist und zwar wahrscheinlich, ehe es zur Bildung der Terminaläste gekommen ist. Sonst müßten auch diese Deformationen irgend welcher Art zeigen.

Warum die dünnhäutigen Anfangsstadien im konservierten Material nicht deutlich hervortreten, ist ohne weiteres verständlich, wenn man die außerordentlich zarte Beschaffenheit und den ungenügenden Erhaltungszustand in Betracht zieht, welchen der extracapsuläre Weichkörper der Tripyleen nach Anwendung der verschiedenen Fixierungsmittel zu zeigen pflegt. Insbesondere ist von den Alveolen niemals eine Spur mehr wahrzunehmen, vielmehr erscheint der ganze Weichkörper, wenn er überhaupt erhalten ist, als eine mehr oder weniger homogene Masse, welche nichts von der schaumigen Struktur und den sonstigen Differenzierungen erkennen läßt, die man am lebenden Tiere wahrnimmt.

Die blasige Stachelanlage besitzt nun, wie weiter aus den Bildern in unzweideutiger Weise hervorgeht, das Vermögen der terminalen Sprossung und dichotomischen Verzweigung, und wir sehen hier also an einem einzelnen Zellorgan einen Vorgang sich abspielen, welcher in der Differenzierung eines komplizierten Cuticulargebildes ein unmittelbares, in der Sproßbildung der schlauchförmigen Siphonenzelle ein entfernteres Analogon hat.

Wenn nun auch die einzelnen Phasen der Sprossung, vermutlich wegen ihres sehr raschen Verlaufes<sup>1</sup> und wegen der vergänglichen Beschaffenheit der Hülle, nur selten zu Gesicht kommen, so liegt doch, wie wir gesehen haben, in Gestalt der nicht selten auftretenden Entwicklungshemmungen die ganze Reihe von Entwicklungsphasen gewissermaßen in fixiertem Zustande vor uns.

Auf das Stadium der Sprossung der häutigen Stachelanlage folgt das Stadium der Verkieselung. Speziell bei großen, reichlich verzweigten Stacheln kommt es auf Grund einer von außen nach innen erfolgenden Abscheidung von Hartsubstanz zunächst zur Bildung einer primären Rinde, welche bei vielen andern Aulacanthiden, insbesondere bei der Gattung *Aulospathis* (Fig. 3—5), allein zur Ausbildung gelangt und vielfach, z. B. bei *Aul. variabilis bifurca*, eine deutlich blättrige Struktur aufweisen kann. Bei *Auloceros* wird

<sup>1</sup> Es ist daran zu erinnern, daß auch bei der Skelettbildung anderer Organismen das Wachstum der Skeletteile außerordentlich rasch vor sich geht. Vgl. MAAS (13, 14, 15).

der von der primären Rinde umgebene Hohlraum, behufs weiterer Versteifung des Stachelendes, durch einen sekundären Verkieselungsprozeß ausgefüllt, dessen Produkt mit der primären Rinde bald zu einer homogenen Masse verschmilzt.

Regel ist, daß die Gablungsstellen hinsichtlich der Verkieselung gegenüber dem Schaft und den Verzweigungen zurückbleiben, so daß an diesen Stellen eine Zeitlang kuglige Hohlräume entstehen<sup>1</sup>; Regel ist ferner, daß der Verkieselungsprozeß in den Ästen und Zweigen zunächst einen Centralkanal übrig läßt, der erst später ausgefüllt wird. Im übrigen sind aber, was die zeitlichen Verhältnisse der einzelnen Vorgänge anbelangt, sehr viele kleinere Ungleichmäßigkeiten zu beobachten, auf die ich hier nicht näher eingehen will.

Zusammenfassend können wir sagen, daß die Stachelbildung von *Auloceros* kein einfacher, durch örtliche Faktoren, nämlich durch die passive Masse der Alveolensubstanz, lokalisierter Abscheidungsprozeß ist, wie dies nach DREYERS Hypothese anzunehmen wäre, sondern daß man es mit einem komplizierten Lebensvorgang zu tun hat, welcher sich aus einer Reihe von Wachstums-, Sprossungs- und Sekretionsprozessen zusammensetzt und dessen Produkte ihrer Form nach, soviel wir zur Zeit sagen können, in erster Linie durch spezifische Gestaltungstendenzen des aktiven Protoplasmas, speziell der plasmatischen Hüllen der »häutigen Stachelanlagen«, bestimmt sind. Die vorstehenden Ergebnisse führen uns demnach wieder etwas weiter von dem Ziele einer causal-mechanischen Erklärung ab und lassen uns zunächst wieder Halt machen vor Verhältnissen, deren weitere Klärlegung dem biologischen Experimente vorbehalten bleibt.

Wie stellen sich nun diese, zunächst für *Auloceros* geltenden Ergebnisse zu den Anschauungen, zu welchen IMMERMANN bezüglich der sehr nahestehenden Gattung *Aulokleptes* gelangt ist.

Ich habe in erster Linie zu sagen, daß ich die Beobachtung IMMERMANNs, wonach die Stacheln von *Aulokleptes* regelmäßig Fremdkörper in sich schließen, durchaus bestätigen und in einer Hinsicht noch erweitern kann. Ich habe nämlich nicht bloß die Gehäuse einer ganzen Reihe von Diatomeenarten im Inneren der *Aulokleptes*-Stacheln gefunden, sondern in wiederholten Fällen auch Nadeln von andern Aulacanthiden, nämlich von *Aulacantha scolymantha* (Taf. XV, Fig. 8 und Taf. XVI, Fig. 9) und einer *Aulographonium*-Art (Taf. XVI, Fig. 10).

<sup>1</sup> In dem kugeligen Hohlraum des Schaftendes ist vielleicht die bei so vielen Aulacanthiden zu beobachtende blasenförmige Auftreibung vorgebildet.

Neben diesen Befunden wurden im »Valdivia«-Material noch einige andre, ein ätiologisches Interesse bietende Bilder angetroffen. Ich fand nämlich häufig *Aulokleptes*-Nadeln, bei welchen der Verkieselungsprozeß in ähnlicher Weise, wie bei den beschriebenen *Auloceros*-Nadeln, noch nicht zu Ende geführt war, und welche daher als normale Entwicklungsstadien angesehen werden dürfen. Diese Jugendstadien dürften aber beweisen, daß bei *Aulokleptes* der Prozeß der Nadelbildung in ganz ähnlicher Weise vor sich geht, wie bei *Auloceros*, und daß insbesondere, wenigstens bei den kleineren Nadelformen, die schichtenweise Ablagerung der Hartschubstanz von außen nach innen und nicht, wie IMMERMANN angibt, von innen nach außen vor sich geht.

Verhältnismäßig häufig fanden sich nämlich Stacheln, bei welchen die Verkieselung sich ausschließlich nur auf die beiden Stachelenden oder noch häufiger nur auf das vordere Stachelende erstreckte, während die Mitte des Schaftes allerdings eine deutliche Kontur, aber noch ein vollkommen durchsichtiges Ansehen hatte. Ein sehr instruktives, mehrfach gefundenes Stadium ist in Taf. XVI, Fig. 11a abgebildet. Die Achse der Nadelanlage wird durch ein Diatomeengehäuse eingenommen. Um dasselbe herum befindet sich zunächst eine helle Schicht, welche am äußeren Schaftende sehr feinkörnig erscheint und somit den ersten Beginn eines Verkieselungsprozesses erkennen läßt. Diese Schicht erstreckt sich einerseits in die axialen Partien der Terminaläste herein, andererseits setzt sie sich als eine vollkommen durchsichtige Scheide von der Dicke der künftigen Stachelwandung über die Schaftmitte fort. Das Stachelende endlich ist futteralartig bedeckt durch eine dritte, vollkommen verkieselte Schicht, die mit den bereits erhärteten Teilen der Terminaläste im Zusammenhang steht.

Versucht man dieses Bild auf die von *Auloceros* her bekannten Stadien zurückzuführen, so wird man zunächst auf Taf. XVI, Fig. 6a zu verweisen haben. Ebenso wie hier die Abscheidung der Hartsubstanz erst zur Bildung einer primären Rinde geführt hat, so ist auch bei der vorliegenden *Aulokleptes*-Nadel die Verkieselung zunächst nur in der äußeren Lage der häutigen Stachelanlage vor sich gegangen, so daß zwischen dieser verkieselten Rinde und dem axial gelegenen Diatomeengehäuse noch ein Spaltraum besteht, in welchem der sekundäre Verkieselungsprozeß eben erst seinen Anfang genommen hat. Unterschiede zwischen der *Aulokleptes*- und *Auloceros*-Nadel bestehen darin, daß bei ersterer die Schaftmitte zunächst von der Verkieselung frei bleibt und ferner, daß innerhalb der häutigen Stachelanlage ein Diatomeengehäuse eingeschlossen ist.

Im folgenden Stadium (Taf. XVI, Fig. 11 *b*) ist nun auch der Zwischenraum zwischen der primären Rinde und dem Diatomeengehäuse durch Kieselsubstanz vollkommen ausgefüllt, ein Zustand, welchen wir wohl mit demjenigen vergleichen dürfen, der bei *Auloceros* (Fig. 6 *e*) durch die sekundäre Verkieselung entsteht, und in dem in Fig. 11 *c* abgebildeten Stadium hat sich der Prozeß auch auf die Schaftmitte ausgedehnt, so daß der ganze Stachel nunmehr von einem homogenen Kieselmantel umgeben ist, welcher auch die Diatomeenschalen mit sich amalgamiert hat.

Bilder, wie die beschriebenen, sind so häufig, daß ich sie als normale Entwicklungsstadien betrachten muß und zu folgenden bestimmten Vorstellungen bezüglich der Stachelbildung bei *Aulokleptes* geführt worden bin:

Die vom Weichkörper aufgenommene Diatomeenschale wird zunächst von einer Alveole umschlossen, welche samt der sie umschließenden dünnen Plasmaschicht die »häutige Stachelanlage« darstellt. Dieselbe treibt in ähnlicher Weise, wie dies bei *Auloceros* der Fall ist, am distalen Ende Sprossen und nun geht, ebenfalls wie bei *Auloceros*, der Verkieselungsprozeß schichtenweise von außen nach innen vor sich, so daß schließlich das in der Achse gelegene Diatomeengehäuse von demselben erreicht und mit der abgeschiedenen Hartsubstanz amalgamiert wird.

Von diesen Anschauungen aus, die mit den bei *Auloceros* erlangten Ergebnissen in bestem Einklang stehen, möchte ich auch Bilder, wie das in Taf. XVI, Fig. 11 *d*, dargestellte, nicht als Anfangsstadien, sondern als Verkümmierungsformen betrachten. Es handelt sich nach meiner Auffassung nicht um die Ablagerung einer ersten Kiesellamelle auf dem Diatomeengehäuse, sondern um eine unvollständige Entfaltung und Sprossung der das Diatomeengehäuse umschließenden häutigen Stachelanlage und demgemäß um eine unvollkommene Abscheidung von Kieselsubstanz.

Ich kann natürlich die Annahme nicht direkt widerlegen, daß sich die einfacheren und schwächeren Stachelbildungen, wie sie der bisherigen Beschreibung zugrunde lagen, nachträglich auf Grund einer oberflächlichen Apposition von immer neuen Kiesellamellen in solche mit komplizierteren und kräftigeren Verzweigungen umwandeln, insbesondere kann ich die an und für sich recht wohl bestehende Möglichkeit nicht bestreiten, daß wenigstens bei den ganz derben, artischockenförmigen *Aulokleptes*-Stacheln (vgl. Taf. XVI, Fig. 10) wenigstens in den späteren Phasen eine successive Abscheidung von

Kiesellamellen in der Richtung von innen nach außen, also in der von IMMERMAN angenommenen Weise vor sich geht<sup>1</sup>.

Indessen halte ich eine solche Zusatzhypothese mindestens nicht für notwendig, zumal der Vorstellung, daß alle jene bizarren Stacheln von vornherein in ihrer Form durch die Verzweigungsweise der »häutigen Stachelanlage« bestimmt seien, keine erheblichen Schwierigkeiten im Wege stehen. Denn auch der Umstand, daß bisher keine Stadien gefunden werden konnten, welche als Entwicklungsphasen jener derben Nadelformen aufgefaßt werden könnten, mag wohl damit zusammenhängen, daß die einzelnen *Aulokleptes*-Individuen neben zahlreichen, einfachen Nadelformen stets nur einige wenige derbe Stacheln besitzen, daß also von vornherein eine geringere Wahrscheinlichkeit besteht, auf deren Jugendstadien zu stoßen.

Sehen wir also zunächst ab von der Möglichkeit, daß bei den derben *Aulokleptes*-Nadeln eine nachträgliche (tertiäre) Auflagerung von Kiesellamellen vor sich gehen konnte, so darf, alles in allem, gesagt werden, daß der Unterschied zwischen *Aulokleptes* und *Auloceros* im wesentlichen nur darin besteht, daß bei ersterer Gattung die durch eine längsgestreckte, plasmaumhüllte Alveole dargestellte »häutige Stachelanlage« einen Fremdkörper, sei es ein Diatomeengehäuse, sei es eine Aulacanthidennadel, in sich schließt.

Damit komme ich noch kurz auf die phylogenetische Spekulation zu sprechen, welche IMMERMAN an seine Befunde angeschlossen hat. Nach IMMERMAN würde nämlich innerhalb der Familie der Aulacanthiden das Verhalten bei *Aulokleptes* ein ursprüngliches, das bei andern Formen sekundärer Art sei, d. h. ursprünglich schloß sich die Stachelbildung stets an eine Fremdkörper-Grundlage an und die Aulacanthiden würden erst im Laufe ihrer Stammesentwicklung allmählich dazu gelangt sein, sich von einer solchen zu emancipieren und die durch die Gestalt der Fremdkörper und der Pseudopodien causal bestimmte Stachelform nunmehr auch ohne Zuhilfenahme von Fremdkörpern herzustellen. Danach müßten sich also aus *Aulokleptes*-ähnlichen Formen zunächst *Auloceros*-ähnliche gebildet haben.

Dieser Hypothese gegenüber möchte ich auf eine bei den Aulacanthiden weit verbreitete Erscheinung aufmerksam machen. Ver-

<sup>1</sup> Es mag daran erinnert werden, daß auch bei der Bildung der Skeletteile der Kalkschwämme zwei verschiedene Phasen der Entwicklung unterschieden werden können, von denen die erste nach MAAS (14, 15) auf einen organisch cellulären, die zweite auf einen rein chemischen Vorgang zurückzuführen wäre.

schiedene Arten nehmen mit Vorliebe die Radialstacheln von andern Aulacanthiden auf und verleiben sie, indem sie dieselben in radiäre Stellung bringen, ihrem eignen Skelette ein. Insbesondere sind es zwei Arten, welche sich in dieser Weise mit fremden Federn schmücken, nämlich *Aulographis pandora* Haeckel und *Auloceros arborescens* Haeckel. So enthielten die in den wärmeren Gebieten des Atlantik und Indik gefischten Exemplare von *Aulographis pandora* zu einem großen Teil Nadeln von *Aulacantha scolymantha*, und zwar manchmal gleichzeitig bis zu vier oder sechs, und in noch höherem Maße beläd sich *Auloceros arborescens* mit derartigen Beutestücken. Etwa ein Viertel aller mir vorliegenden Exemplare dieser Art hatte sich Fremdkörper einverleibt, und zwar verhältnismäßig selten die großen, schreibfederähnlichen *Rizosolenia*-Gehäuse, welche bei den örtlich benachbarten *Aulokleptes*-Formen die gewöhnliche Grundlage bilden. In der Regel waren es die Radialstacheln der verschiedensten Aulacanthiden, nämlich von *Aulacantha scolymantha typica* und *bathybia*, *Aulacantha spinosa*, *Aulacantha clavata*, *Aulacantha cannulata*, *Aulographis pandora*, *Aulokleptes flosculus pistillum* und *Aulokleptes ramosus*.

Unter Berücksichtigung dieser Tatsachen gelangt man, wie ich glaube, zu einer ungezwungeneren Auffassung bezüglich des Verhältnisses von *Aulokleptes* zu den übrigen Aulacanthiden, als dies von der phylogenetischen Hypothese IMMERMANNS aus möglich ist. Offenbar reihen sich dem eben beschriebenen Verhalten von *Aulographis* und *Auloceros* diejenigen verhältnismäßig seltenen Fälle an, in welchen Aulacanthiden-Nadeln auch von *Aulokleptes*-Individuen aufgenommen und als Grundlage für die eignen Nadeln benutzt werden, und diese Befunde scheinen mir nun die Brücke zu bilden, welche hinüberführt zu dem normalen Verhalten der *Aulokleptes*-Arten, bei denen, wie gezeigt wurde, in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle Diatomeengehäuse als Fremdkörpergrundlage Verwendung finden. Wir hätten also eine Reihe, in welcher *Aulographis* und *Auloceros* mit einverleibten Aulacanthiden-Nadeln den Anfang, die *Aulokleptes*-Individuen mit Aulacanthiden-Nadeln die Mitte und die *Aulokleptes*-Individuen mit Diatomeengehäusen das Ende bilden. Während nun bei der ersten Gruppe die Aufnahme der Fremdkörper eine mehr zufällige und ihre Einverleibung eine losere ist, findet bei *Aulokleptes* und, wie ich gleich hinzufügen möchte, auch bei *Aulodendron antarcticum* Haeckel, die Aufnahme der Fremdkörper in konstanter und gleichzeitig in bestimmt angepaßter Weise statt, indem dieselben in den häutigen Stachelanlagen eingeschlossen und zu ihrer Versteifung benutzt werden.



Danach würde es sich bei *Aulokleptes* nicht, wie IMMERMANN will, um ein ursprüngliches Verhältnis, sondern um eine sekundäre Anpassung handeln, und die Aufnahme der Fremdkörper würde weniger einen ätiologischen, als einen teleologischen Sinn haben.

Außer bei *Auloceros* und *Aulokleptes* wurden auch bei der nächst *Aulacantha scolymantha* verbreitetsten Aulacanthiden-Art, bei *Aulographis pandora*, Stachelformen gefunden, welche der oben beschriebenen vollkommen entsprechen. Das Zurückbleiben der Schaftspitze, die Bildung der primären Rinde, die nachträgliche Ausfüllung des Stachelendes auf Grund eines sekundären Verkieselungsprozesses, das lange Offenbleiben der Achsenkanäle der Terminaläste, alle diese Verhältnisse kehren bei *Aulographis pandora* in der nämlichen Weise wieder, so daß also mindestens bei drei Aulacanthiden-Gattungen der ganze Bildungsvorgang einen homologen Verlauf nimmt.

Es bleibt zum Schluß noch übrig, einem Bedenken entgegenzutreten, welches, angesichts der körnigen Beschaffenheit der Terminaläste und der Zerbrechlichkeit der Endverzweigungen während der Anfangsstadien erhoben werden kann. Man könnte nämlich sagen, es handle sich bei der Gesamtheit der hier als Entwicklungsstadien beschriebenen Zustände um Corrosionserscheinungen, hervorgerufen durch die ätzende Wirkung der Konservierungsmittel.

Es mag nun zugegeben werden, daß vielleicht gerade die jüngeren Stadien gegenüber den Reagenzien weniger widerstandsfähig sind, als die älteren, und daß infolgedessen einzelne Erscheinungen nicht vollkommen dem natürlichen Zustande entsprechen. Daß aber die Bilder in ihrer Gesamtheit wirklich als Entwicklungsstadien und nicht als Kunstprodukte anzusehen sind, dafür sprechen, wie mir scheint, folgende Momente:

1) Die betreffenden Bilder finden sich in sehr verschieden konserviertem Material;

2) bei sämtlichen drei Gattungen finden sich vollkommen übereinstimmende Bilder;

3) neben den betreffenden Nadelformen finden sich an denselben Individuen vollkommen massive (nach unsrer Auffassung vollkommen ausgebildete) Nadeln, was bei Annahme einer Ätzwirkung der Reagenzien nicht verständlich wäre;

4) mindestens der scharfe Kontur der an der Gablungsstelle befindlichen Hohlräume und der Centralkanäle, sowie die scharfe Abgrenzung zwischen primärer und sekundärer Rinde können nicht als Produkte einer Ätzwirkung aufgefaßt werden.

So hat sich in mir, nach einigen leichten Zweifeln, die Überzeugung befestigt, daß die fraglichen Stachelformen tatsächlich die längstgesuchten Entwicklungsstadien darstellen, und, wenn auch die Reihe keine vollständige ist und insbesondere einige wichtige Ausgangsstadien fehlen, so glaube ich doch, daß durch das vorliegende Material die Frage nach der Entstehung des Aulacanthiden-Skelettes in einigen wesentlichen Punkten der Lösung näher gerückt wird.

Stuttgart, Mai 1905.

### Literaturverzeichnis.

1. A. BORGERT, Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha* H. I. Teil. Zool. Jahrb. (Anat. Abt.) Bd. XIV. 1900.
2. — Die tripyleen Radiolarien des Mittelmeeres. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIV. 1901.
3. — Mitteilungen über die Tripyleenausbeute der Plankton-Expedition. I. Neue Medusettiden, Circoporidae und Tuscaroridae. Zool. Jahrb. (System. Abt.) Bd. XVI. 1902.
4. F. DREYER, Die Principien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. Ein Versuch zur mechanischen Erklärung organischer Gebilde. Jen. Zeitschr. Bd. XXVI. 1892.
5. E. HAECKEL, Report on the Radiolaria collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—76. Chall. Rep. Zool. Vol. XVIII. 1887.
6. — Die Radiolarien (Rhizopoda Radiaria). Eine Monographie. 2. Teil. Grundriß einer allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien. Berlin 1887.
7. V. HÄCKER, Bericht über die Tripyleen-Ausbeute der deutschen Tiefsee-Expedition. Verh. Zool. Ges. 1904.
8. — Über die biologische Bedeutung der feineren Strukturen des Radiarienskelettes. Nebst einem Anhang: Die Phäosphären der »Valdivia«- und »Gauß«-Ausbeute. Jen. Zeitschr. Bd. XXXIX. 1904.
9. F. IMMERMAN, Über Fremdkörperskelette bei Aulacanthiden. Zool. Anz. Bd. XXVII. 1903.
10. — Die Tripyleen-Familie der Aulacanthiden der Plankton-Expedition. Erg. d. Plankt.-Exp. Bd. III. L. h. Kiel u. Leipzig 1904.
11. S. LO BIANCO, Le pesce abissali eseguite da F. A. KRUPP col Yacht Puritan nelle adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XVI. 1903.
12. O. MAAS, Die Ausbildung des Kanalsystems und des Kalkskeletts bei jungen Syconen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1898.
13. — Über Entstehung und Wachstum der Kieselgebilde bei Spongien. Sitz.-Ber. Bayer. Ak. Wiss. Bd. XXX. 1900.
14. — Die Weiterentwicklung der Syconen nach der Metamorphose. Diese Zeitschrift. LXVII. Bd. 1900.
15. — Über die sogenannten Biokrystalle und die Skelettbildung niederer Tiere. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Phys. München, 1900.

16. O. NORDGAARD und E. JOERGENSEN, Hydrographical and biological investigations in Norwegian fjords. The Protist plankton and the Diatoms in bottom samples. Bergen 1905.
17. WOLFG. OSTWALD, Zur Lehre vom Plankton. Naturwiss. Wochenschr. Neue Folge. Bd. II. 1903.
18. F. E. SCHULZE, Zur Stammesgeschichte, der Hexactinelliden. Abh. Preuß. Ak. Wiss. Berlin 1887.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XV und XVI.

Fig. 1. Stumpfer Pol der Gitterschale von *Sagenoscena vimingeriana* Borg. Die Pyramiden sind größtenteils paarweise verbunden und tragen zum Teil (siehe Mitte des Bildes) mehrere Kronen. Vergr. 186.

Fig. 2. Aberration von *Auloceros trigeminus* Haeckel mit zwei (statt drei) Terminalästen. Vergr. 60.

Fig. 3. Stachel von *Aulospathis variabilis diodon* (Haeckel) Entwicklungshemmung. Vergr. 200.

Fig. 4. Stachel von *Aulospathis variabilis tetrodon* (Haeckel). Entwicklungshemmung. Vergr. 200.

Fig. 5. Stachel von *Aulospathis variabilis triodon* (Haeckel). Entwicklungshemmung mit verkrüppelten Ästen. Vergr. 200.

Fig. 6. Entwicklung der Stacheln von *Auloceros arborescens* Haeckel. Vergrößerung 460.

a, Stadium der Sprossung der häutigen Stachelanlage;

b und c, Stadium der primären Verkieselung;

d, Stadium der sekundären Verkieselung;

p, primäre Rinde;

h, Hohlraum an einer Gabelungsstelle;

ck, primärer Centralkanal;

ck', sekundärer Centralkanal;

e und f, Verkieselung bis auf die sekundären Centralkanäle und die Hohlräume an den letzten Verzweigungsstellen vollendet.

Fig. 7. Stachel von *Aulographis pandora* Haeckel, während der Bildung durch Radiärdruck geknickt. Vergr. 200.

Fig. 8 und 9. Stacheln von *Aulokleptes flosculus* (Haeckel) mit eingeschlossener *Aulacantha*-Nadel. Vergr. 380.

Fig. 10. Stachel von *Aulokleptes flosculus* (Haeckel) mit eingeschlossener *Aulographonium*-Nadel. Vergr. 380.

Fig. 11. Entwicklung der Stacheln von *Aulokleptes ramosus* Immermann. Vergr. 380.

a, Zwischen der primären Rinde und dem Diatomeengehäuse beginnt die sekundäre Verkieselung;

b, Sekundäre Verkieselung am Stachelende vollendet;

c, Verkieselung am ganzen Stachel vollendet, Diatomeengehäuse vollkommen amalgamiert;

d, Krüppelform.

# Zoologie und Zoologiegeschichte.

Von

**Rud. Burekhardt.**

---

Die Zoologie und die Biologie überhaupt hat sich im Laufe einer Generation durch immer deutlicher sichtbar werdende Risse von ihrer eignen Tradition abgelöst. Der Verzicht auf Geschichte bedeutet eine Einseitigkeit, die geschichtlich hinreichend motivierter Notwendigkeit entsprungen war. So erfordert sie wohl auch zeitweise individuelles Schaffen. Aber es kann dabei nicht auf die Dauer bleiben. Wenn es einmal nicht trügerisch ist, Zukünftiges vorauszusagen, so diesmal. Zoologie und Biologie werden um der eignen Fortentwicklung willen ihrer historischen Bewußtheit genau so bedürfen, wie jede andre Wissenschaft. Schon mehren sich die Anzeichen, daß sich solche Erkenntnis spontan und sporadisch Bahn bricht. Wir erinnern nur an die Einleitung zu O. HERTWIGS »Handbuch der Entwicklungslehre«, an die neueste Schrift DRIESCHS »Vitalismus als Geschichte und als Lehre«, an die letzten Arbeiten des amerikanischen Paläontologen C. R. EASTMAN und an die Begründung einer besonderen Zeitschrift für Geschichte der Zoologie, der »Zoologischen Annalen« durch M. BRAUN. Bei all diesen Regungen aber wird die Geschichtsbetrachtung noch der empirischen Wissenschaft unterstellt. So allein scheint sie dem Biologen wertvoll und nützlich genug, um die Beschäftigung mit ihr zu rechtfertigen. Philosophisch betrachtet leistet sie aber damit der Wissenschaft nicht Genüge. Die Geschichte der Biologie wird ihre selbständigen Aufgaben entwickeln, wie sie von der empirischen Wissenschaft ihr gar nicht gestellt werden können. Sie wird sich zu einer philosophischen Disciplin mit eigem Gepräge auswachsen und zurückwirken auf die Geschichtsphilosophie und alle die Biologie berührenden Sozialwissenschaften.

Das Wertverhältnis der Zoologie zur Zoologiegeschichte zu skizzieren, Ziele einer selbständigen Zoologiegeschichte erkennen

zu lassen — diesen vorbereitenden Zwecken seien die folgenden Zeilen gewidmet.

Im Symbol des Janushauptes spiegelt sich die Wissenschaftsgeschichte wieder. Der Positivist starrt es von der Normallinie der einen Seite her an. In seiner Zwangslage verflacht sich die Plastik schon dieses einen Gesichts zu einer geometrischen Zeichnung. Das Erinnerungsbild daran, daß das Antlitz ein körperliches sei und eine entgegengesetzte Hälfte als notwendige Ergänzung besitze, wird bei dem Fascinierten ausgetilgt. Es wird zum Medusenhaupt, das den Schwachen mit seinem versteinernenden Blick nicht mehr aus dem Banne der Tatsachen herauskommen läßt.

Solcher Wirklichkeit erfreut sich in mehr oder weniger hohem Grade die Biologie der Gegenwart. Wo nur Tatsachen zur Darstellung gelangen, pflegt ja wohl das, was in den Kreis einer Arbeit fällt und bereits festgestellt ist, aufgezählt zu werden, schon damit der neue Gehalt hervortrete. Geschichte ist das nicht, sondern Chronologie. Probleme aber und Fragestellungen werden meist nur bis an den Punkt verfolgt, wo dem Autor das Tatsachenmaterial zu kümmerlich und die Nomenclatur zu fremd zu erscheinen beginnt und wo er konsequenterweise gezwungen wäre, der Geschichte der Philosophie nachzugehen. Hier bricht er ab, unbekümmert darum, woher in Wirklichkeit das Problem seinen Ursprung nahm. Eine einzige gründliche historische Studie über die Entwicklung der Wirbel- und Metamerentheorie z. B. hätte uns ein Dutzend Variationen dieser bündelfüllenden Dogmatik ersparen können. Die Autoren hätten unfehlbar zum Bewußtsein kommen müssen, wie relativ der Homologiebegriff ist, den sie als unsichtbaren, aber um so starreren Maßstab gläubig handhaben.

Aber auch, wenn heutige Zoologen ihre Arbeiten nach Tatsachen und Gesichtspunkten historisch begründen wollten, so wäre damit noch keine Geschichte der Zoologie da. Gewiß, die aktuelle Wissenschaft bedarf der historischen Kritik als eines Regulativs. Aber dabei bildet sich gar zu leicht die Vorstellung, Zoologiegeschichte bestehe lediglich in historischer Begründung der aktuellen Zoologie. So ist sie wohl wissenschaftlich denkbar, aber erst als Ausschnitt aus einer umfassenderen Behandlung der Biologiegeschichte, wie sie dermalen nicht existiert. Daher bleibt sie gewöhnlich bestenfalls pragmatisch. Von dieser Art ist etwa die Literatur, welche unter der Flagge »Geschichte des Darwinismus« segelt. All diese »Geschichte« hat ihr Endziel in CHARLES DARWIN und seinem Lebenswerk, entbehrt

aber durchweg der wissenschaftlichen Begründung, die erforderlich und möglich wäre. Noch fehlen alle Vorarbeiten, z. B. ein historisch-analytisches Studium der Beziehungen, welche zwischen dem Ideen-gehalt von CHARLES und ERASMUS DARWIN nach des ersteren Angaben zweifellos vorhanden waren. Fast wäre zu besorgen, Untersuchungen der Art möchten Resultate haben, die von den herrschenden Meinungen durchaus abweichen und die etwa folgendermaßen lauten könnten: Wenig Gedanken und Probleme, die unter dem Namen von CHARLES gehen, sind sein geistiges Eigentum. Sie haben schon in ERASMUS in größeren Zusammenhängen und auf dem Boden einer innerlich reicheren Natur gelebt. CHARLES hat die vom Großvater übernommenen Probleme aufs neue an reicherer Erfahrung kontrolliert und breitgeschrieben. Naturgemäß schloß der Tiefgang des Großvaters einen Welterfolg aus, wie ihn der Großsohn unter eigentümlichen äußeren Konstellationen erlebte. Diesem kam zugute die Vorbereitung der englischen Gedanken- und Gefühlswelt durch den philosophischen Realismus und den Malthusianismus, und durch die Eignung seiner Theorie zu kirchenpolitischen Zwecken, insbesondere zur Opposition gegen die Hochkirche. Auf dem Kontinent war der Boden durchfurcht durch die voraufgehenden revolutionären Bewegungen. Hier auch fand CH. DARWINS in sich wenig geschlossener Begriffs- und Erfahrungsinhalt die systematische Fassung und Abrundung, ohne die ihr wohl dauernde und durchschlagende Wirkung versagt geblieben wäre, und zwar durch einen hochfliegenden Idealisten und Epigonen der deutschen Naturphilosophie, ERNST HAECKEL.

Aber wie gesagt, für eine mit strengeren wissenschaftlichen Anforderungen rechnende Geschichtsbetrachtung fehlt noch beinahe alles zur Beurteilung des Darwinismus. Auch wenn wir bei ERASMUS angelangt wären, würde sich die neue Aufgabe ankündigen, dessen historische Bedingtheit nachzuweisen. Unter allen Umständen ist an einem festzuhalten. Selbst die Geschichte dieses meist besprochenen Abschnittes der Zoologie wird zum Zerrbild, wenn sie aus dem letzten Moment des Ereignisses heraus konstruiert wird, wie dies ausnahmslos geschieht, von der pädagogischen Unzulässigkeit ganz zu geschweigen.

Ist somit nicht einmal die Geschichte des Darwinismus den Anforderungen entsprechend historisch fundiert, wie viel weniger erst andre Gebiete der Zoologiegeschichte. Am besten steht es noch um die Geschichte der zoologischen Klassifikation. Ihre historische

Behandlung bildete wenigstens früher den Kern, um den sich andre historische Bemühungen ordneten. Es ist schon logischerweise klar, daß es weder das Auftreten eines neuen, für die Zoologie später fruchtbaren Gedankens, sei es nun im allgemeinen oder im Kreise der Spezialwissenschaft, sein kann, noch die Entdeckung dieser oder jener Tatsache, aus denen die geschichtliche Physiognomie der Zoologie erkennbar wäre. Es ist vielmehr der Ausgleich zwischen Gesichtspunkten und Tatsachen, der dem Forscher und der Wissenschaft ihre geschichtlich diskutierbare Form verleiht. Die Struktur dieses Ausgleichs drückt sich in der Systematik aus; diese allein gibt den Grundton. Dabei verstehen wir aber unter Systematik nicht bloß wie im Sprachgebrauch der Fachzoologie die Individualklassifikation sondern die Systematik auch der Teile und Erscheinungen des Organismus neben ihr, ob man sie nun physiologisch oder genealogisch zu deuten beliebe. Nun ist aber von den Zoologiehistorikern bisher der Systematik nicht diese Ausdehnung gegeben worden. Andererseits war man nur darauf bedacht, Klassifikationsfortschritte vom Standpunkt der jedesmaligen Klassifikation zu schildern. Die Verfallserscheinungen aber, die Konzessionen der Zoologie an andre als ihre eignen theoretischen oder gar an praktische Zwecke, diese Symptome zeitweiser Involution im Lebensprozeß unsrer Wissenschaft sind vernachlässigt worden.

Wie irrtümlich es ist, die geschichtliche Darstellung nach der herrschenden Klassifikation einzurichten, geht am deutlichsten aus zwei Beispielen hervor. Man pries einst als Fortschritt die Abtrennung einer Klasse der Amphibien durch MERREM und die Aufstellung der Ordnung Ganoiden durch JOH. MÜLLER. Heute erwachen von allen Seiten Zweifel am Werte dieser Abgrenzungen; ja sie sind durch die Entdeckungen der Paläontologie geradezu illusorisch geworden; ganz abgesehen davon, daß eine genetische Systematik eher Vereinigung als Trennung auf Grund von Unzulänglichkeit der Urkunden herzustellen sucht. Diesen beiden Fällen reihen sich zahlreiche Analoga aus der Geschichte an, die in früherer Zeit auf Grund von ähnlicher Unvollständigkeit des Materials in ähnlicher Weise zur Aufstellung neuer systematischer Einheiten geführt hatten. Aber nicht nur die pragmatische Fassung der Klassifikationsgeschichte ist es, die anfechtbar ist. Es muß hervorgehoben werden, daß auch dieser Teil zoologischer Geschichtsbetrachtung nur mit Rücksicht auf die Klassifikationsresultate, nicht aber auf die Klassifikationsmethode dar-

gestellt ist. Bei diesem Stande der Zoologiegeschichte ist denn auch nicht zu verwundern, daß sie sich bei den Zoologen nicht jener Beachtung erfreut, die sie verdiente.

Dieses teilweise in ihren geringen Leistungen begründete Urteil über die Zoologiegeschichte wird außerdem durch die vielen gedankenloser Halbheit entspringenden konventionellen Meinungsäußerungen verstärkt, die man so oft zu hören bekommt und die zu allerletzt die geistige Überlegenheit ihrer Träger belegen: »Was wertvoll ist, gehört bereits dem Bestande unsrer Wissenschaft an«, »was kann uns das historische Bemühen um jenen alten Kram, der auf falschen Anschauungen beruht, noch nützen«, »wir brauchen in Zukunft Gesetze der organischen Natur und werden nicht ruhen, bis die Vorgänge im Protoplasma genau so durchsichtig mechanisch erklärt sind, wie die einer andern Maschine«, »die Systematik ist ein wissenschaftlich nebensächlicher Teil der Biologie« usw.

Als direkten Nutzen, den die Biologie aus der Geschichte zu ziehen hätte, denken wir uns die Neubelebung ganzer Zweige, die heute verödet sind. Die vergleichende Anatomie, die heute nur nach präevolutionistischen Gesichtspunkten geordnet und z. B. auch bei GEGENBAUR immer noch wesentlich auf CUVIER fundiert ist, fristet ja auch als Unterrichtsfach ein bestenfalls stabil zu nennendes Dasein. Die vergleichende Physiologie ist, wie wir anderorts ausgeführt haben, wissenschaftlich nicht motiviert, hinter die experimentelle zurückgedrängt worden. Eine Wissenschaftslehre und Klassifikation der Biologie könnte logischerweise auch nur historisch begründet mit der nötigen Kritik geschaffen werden. Nicht zuletzt würde auch der Unterricht in der Biologie dadurch nur gefördert, daß mit der Historie ein humanistisches Element, dessen Atrophie nicht den Bildungswert der Biologie erhöhen kann, seinen Einzug halten würde. Hier ist ein Wort am Platze, das FRANZ BACO auch für uns nicht umsonst sollte ausgesprochen haben: »Alle wissenschaftlichen Einteilungen haben den Zweck, die Wissenschaft zu bezeichnen und zu unterscheiden, nicht zu trennen und zu zerreißen, damit durchgängig die Auflösung des Zusammenhangs in der Wissenschaft vermieden werde. Denn das Gegenteil hiervon hat die einzelnen Wissenschaften unfruchtbar, leer, irre gemacht, weil sie nicht mehr von der gemeinsamen Quelle und dem gemeinsamen Feuer ernährt, erhalten, geläutert werden« (De augm. scient. IV, 1).

Schon eine rein hypothetische Übersicht über das Material der Zoologiegeschichte erweckt den Eindruck, daß wissenschaftliche



Betätigung an ihm erst zum kleinsten Teile stattgefunden hat. Ganze ausgedehnte Gebiete sind unbearbeitet. Der Anschluß an die Philosophiegeschichte noch kaum ein organischer. Daß die Zoologie diesem Stoffe nicht Geschmack abgewinnen kann, ist selbstverständlich. Aber das gibt ihr kein Recht, über die wissenschaftliche Bedeutung der Zoologiegeschichte, die diesen Stoff bezwingt, zu urteilen. Wenn sie sich jedoch nur an dieser Grenze von der Zoologiegeschichte verabschiedet, um erst dann von ihr wieder Notiz zu nehmen, wenn diese ihr neue Grundlagen bietet, so liegt dies nur im Interesse wissenschaftlicher Ökonomie. Wir aber wenden uns nunmehr noch anders orientierten selbständigen Aufgaben der Zoologiegeschichte zu.

Daß hier noch unbekanntes Neuland winkt, beweist schon die Zurückhaltung, die ihm gegenüber von Philosophie- und Medizinhistorikern beobachtet wird. Um es zu betreten, gibt es zwar leicht eine geeignetere Vorbereitung als sie der konventionelle Zoologieunterricht vermittelt. Andererseits ist zoologische Vorbildung unentbehrlich, aber vorwiegend auf Gebieten, die nicht eben aktuell sind.

Ja, wenn wir die Geschichte der Zoologie im Altertum und in der Renaissance übersehen wollen, so ist nicht zu leugnen, daß prinzipiell von den allerwichtigsten Anregungen für die Zoologie überhaupt nicht aus ihr selbst, sondern aus der Botanik gekommen sind und daß uns die Entwicklung der Zoologie daher kaum verständlich wird, ohne daß wir sie im Zusammenhang mit der Botanik betrachten. Dasselbe gilt zum Teil für die Beziehungen zur Geschichte der anorganischen Naturwissenschaften, ohne die jede Geschichte der Physiologie undenkbar ist. Geschichtlich betrachtet sondern sich also unsre Wissenschaften lange nicht so fein säuberlich, wie in den Lektionskatalogen. Ja gerade Zeiten größten Fortschrittes haben dieses Schema sicherlich nicht gekannt. Aus dieser Notwendigkeit heraus, die Zoologie für Geschichtsbetrachtung nicht dem Gesamtverband der Naturwissenschaften zu entreißen, ergibt sich von selbst zeitweise wenigstens eine Trennung der Gebiete von Zoologie und ihrer Geschichte. Noch schärfer scheint diese Trennung aber gerechtfertigt, wenn die Methoden der Zoologiegeschichte in Erwägung gezogen werden. Denn sie sind die der Geschichte.

Da diese Wissenschaft eine lange Entwicklung ihrer Methodik aufzuweisen hat, so kann die Aneignung der letzteren dem Zoologiehistoriker nicht erspart bleiben. Man denke nur an die neuerlichen Diskussionen über die Geschichtstheorie, wie sie sich von DROYSEN

und SYBEL, durch DILTHEY, LORENZ, WINDELBAND, BERNHEIM, RICKERT, LAMPRECHT, GOTTL bis in unsre Tage herab fortgesetzt haben. Eine Wissenschaft, die, wie die Zoologiegeschichte erst werden möchte, kann sich nicht des seit Jahrtausenden sich vervollkommnenden Instrumentes zur Beherrschung ihres Stoffes entschlagen. Vollends naturgemäß ergibt sich aber auch hieraus, daß die Quellen selbst vom Zoologiehistoriker aufgesucht und kritischer Prüfung unterzogen werden müssen und wo dies, wie etwa für die Araber, noch nicht philologischerseits genügend vorbereitet ist, sei es ausdrücklich gesagt.

Es ist bekannt, daß auch die Geschichtsforschung noch nicht den Kreis ihrer Möglichkeiten durchlaufen hat. Schon um der Schulung willen sollte jeder Historiker sich erst an der politischen, der Kirchen- und Rechtsgeschichte, der Kunstgeschichte, der Wirtschaftsgeschichte, der Philosophiegeschichte orientieren, kurz an Gebieten, die zu größerer Vollendung als die Wissenschaftsgeschichte gediehen sind. Aber ebenso wie der Zoologe es ablehnen muß, daß von ihm Ausbildung und Betätigung in der Zoologiegeschichte verlangt werde, ebenso wird auch der Historiker selten zu diesem Zweige der Wissenschaftsgeschichte greifen, der ihm allzu fern zu liegen scheint, als daß er für den Grundstock seiner historischen Tätigkeit viel aus ihm herauszuschlagen vermöchte. Hier nähern wir uns bereits der Kehrseite des Januskopfes, dem Optimum der reinen Historik.

Und doch, wenn wir uns einmal vorstellen, es existierte bereits ein wohlkultiviertes Gebiet der Geschichte der Zoologie und der Biologie überhaupt als Teilgebiet der Philosophiegeschichte, so würde es für die Historiker selbst nur von allergrößtem Nutzen sein, wenn sie davon Notiz nehmen wollten. Die von BUCKLE heraufbeschworene Sucht der Geschichtstheoretiker und Sociologen, die Geschichte »biologisch« behandeln zu wollen, dürfte dann eine heilsame Korrektur erfahren, welche die Gegner im eignen Lager, so nachdrücklich sie die materialistische Sociologie bekämpft haben, nicht anzubringen vermochten. Die Kritik innerhalb der organischen Naturforschung und deren oberster Begriffe war von naturhistorischer Seite nicht so hinreichend vorbereitet gewesen, daß die Historiker sich dieser Begriffe hätten bedienen dürfen. Auch die besten Geschichtsphilosophen konnten der materialistischen Sociologie den Beweis, daß sie mit Waffen von Blech kämpfe, nur auf dem Wege der Logik erbringen, nicht durch den Nachweis ihrer Herkunft. Hier vor allem zeigt es

sich, daß die Postulate der Geschichtsphilosophie eigentlich schon dazu angetan wären, der Naturforschung Ziele zu stecken, an die zu denken diese bisher unterlassen hat. Und so wird vielleicht einmal das Gegenteil von dem eintreffen, was OTTOKAR LORENZ vorausgesagt hatte, daß nämlich die naturwissenschaftlichen Abteilungen der Akademien der Geschichte ihre Wege vorzeichnen würden. Es wird also, wenn eine Geschichte der Biologie auch nur im Umriß vorliegt, diese geeignet sein, der Geschichtsphilosophie über einen Punkt hinwegzuhelfen, um den sie bisher mit peinlicher Betonung, hier nicht mehr kompetent zu sein, und mit einer gewaltigen Verbeugung vor der Exaktheit der naturgeschichtlichen Begriffe, die die Biologie wahrlich nicht verdiente, unnötig herumgegangen ist. So führt uns denn scharfe Sonderung der Zoologiegeschichte wiederum zurück in das Bereich der zentralen Probleme der Geschichtsphilosophie und der Philosophie überhaupt.

Ein wahres Verhältnis zwischen Geschichte und Naturwissenschaft ist erst dann denkbar, wenn die Geschichtsforschung nicht mehr mit dem erborgten Flitter ihrer rasch emporgekommenen Schwester prunkt, sondern, wenn die beiden in entgegengesetzter Richtung ihres Selbstgefühls Entzweiten sich besinnen, daß sie einer Mutter Kinder sind. So erheben sich denn für die Zoologiegeschichte Ziele mannigfaltigster Art, begründet in ihrer Doppelstellung zwischen Biologie und Geschichte; nicht zum mindesten muß sie die verheißungsvolle Aufgabe locken, auszugleichen und zu vermitteln, wo heute nur Klüfte zu gähnen scheinen. Eine Zukunft liegt vor ihr. Aber nur aus Überfluß und Freude geschaffen und gepflegt, wird sie des Zaubers mächtig sein, zu binden, was die Mode streng geteilt.

---

# Skizze des Seegewerbes an der Murmanküste.

Von

Dr. L. Breitfuß.

---

Unter »Murmanküste« versteht man den Küstenstrich im Süden des Barentsmeeres, der sich von der norwegischen Grenze am Vorangerfjord (Worjema, Jakobself) bis zum Sswjätoi Nos, der Grenzmarke des Weißen Meeres, hinzieht. Gleich dem benachbarten Finnmarken wird die Murmanküste von dem südlichsten Zweige der warmen Nordkapströmung umspült, der sie das verhältnismäßig milde Klima verdankt, während die, dem äußeren Anscheine nach sich durch nichts von dem östlichsten Teile der Murmanküste unterscheidende Fortsetzung des Landes, den Namen der Terschen Küste führend, unter dem Einflusse arktischer Strömungen steht, die der Meeresfauna den Charakter einer arktischen verleihen, während die der Murmanküste den einer atlantischen trägt.

Ist die Murmanküste somit in jeglicher Beziehung (mit Ausnahme der geologischen) bloß als eine Fortsetzung der Küste Finnmarkens zu betrachten, so steht sie auch heute noch in so manchen Lebensbeziehungen zur Nordprovinz Norwegens, mit der sie vor 300 Jahren noch eine Art gemeinsamen Besitzes<sup>1</sup>, wenigstens insoweit es sich um Erhebung des Tributes von den Lappen und um die Fischereiberechtigung handelte, der dänischen und russischen Krone stand.

Wie aus der eben im Erscheinen begriffenen ersten, von H. GOEBEL entworfenen Skizze einer Geschichte Lapplands<sup>2</sup>, der ich hier folge, zu ersehen ist, erhob als erster der Helgoalander Norman Otter oder Othar regelmäßig Tribut von den Lappen Finnmarkens, und auch wohl

---

<sup>1</sup> An der Südküste des Varangerfjordes noch bis zum Jahre 1826. Autor.

<sup>2</sup> H. GOEBEL, Unsere nordwestliche Grenzmark Lappland (russ.) Russkoje Ssudochodstvo (Journal Russische Schifffahrt) Januarheft 1905 und Folge.

gewisser Teile Lapplands; von der zweiten Hälfte des 9. Jahrhunderts ab. Kurz danach faßten die Nowgoroder festen Fuß an der Südküste Lapplands und auch wohl im Innern der Halbinsel. Sie drangen bald darauf auch zur Eismeerküste vor, bis Tromsö die Lappen gleichfalls mit Tribut belegend. Ein Ende des 10. oder Anfang des 11. Jahrhunderts abgeschlossener Traktat zwischen dem Könige von Norwegen und dem Großfürsten von Rußland, regulierte die Verhältnisse. Danach wurde der Lyngenfjord nördlich von Tromsö als äußerste Grenze bestimmt, bis zu welcher die Russen im Westen Tribut erheben sollten, während die Norweger ihn ostwärts wahrscheinlich bis zum Weißen Meere eintreiben durften.

Außer diesen Einflußsphären wurde aber auch noch eine feste Grenzscheidung im Traktate stipuliert, die auch später wirklich, wie aus dem Traktate von 1326 zu ersehen, festgelegt wurde, wonach als politische Grenze eine von der Spitze des Enaresees zum Njandoma(Neiden)fjord gezogene Linie zu betrachten sei.

Man wird nicht sehr fehlgehen, wenn man annimmt, daß von diesem Zeitpunkte ab wohl auch schon der Fischfang der Weißmeerbewohner an den Eismeerküsten in ihrer ganzen Ausdehnung begann. Schon vor Othars Zeiten und seiner ersten Biarmerfahrt ins Weiße Meer, trieben diese unternehmenden Leute Walroß-, Seehund- und Weißwalfang fleißig im Weißen Meere, da Walroßhauer, Seehunds- und Walroßhäute und Schiffstaue aus Weißwalleder gesuchte Handelsartikel im Westen waren, die Othar teilweise zu seiner ersten Reise in das Meer veranlaßten, von woher diese Artikel stammten.

Walroß-, Seehund- und Weißwaljäger sind aber auch immer gleichzeitig Fischer und Seeleute, denen der Weg nach Westen, den Küsten folgend, wohl ebensogut bekannt war, wie seit alters her den Normannen der Weg nach Osten, nach Biarmien. Daher dürften wohl seit Abschluß des Traktates die Sommerausflüge der Pomoren (Weißmeerbewohner) nach den Eismeerküsten begonnen haben. Die erste feste Ansiedelung, Kola, wurde aber wohl kaum vor Mitte des 13. Jahrhunderts angelegt.

Mit der Zeit entwickelten sich Handel und Fischereigewerbe Lapplands immer mehr und mehr und erreichten den Höhepunkt wohl zu Ende des 16., Anfang des 17. Jahrhunderts, zu der Zeit, als nach offiziellen Angaben verschiedener schwedischer Beamten, an der Murmanküste 30 000 russische und viele ausländische Fischer dem Fange oblagen und aus aller Herren Länder die Schiffe zur Murmanküste strömten.

In der Folge sanken, bedingt durch eine engherzige, fehlerhafte, nur den momentanen Vorteil des Fiskus im Auge haltenden Finanzpolitik des Moskowitischen Reiches, Handel und Fischfang an der Murmanküste sehr, während in Finnmarken die russischen Fischer fortfahren das dominierende Element zu bilden bis ins letzte Viertel des 18. Jahrhunderts, was aus offiziellen Angaben der Gouverneure zu ersehen ist<sup>1</sup>. Erst durch eine völlig unbegreifliche Maßregel der russischen Regierung unter Kaiser Paul I., der im Jahre 1796 den Pomoren den Besuch Finnmarkens verbot, verloren sie ihr, seit mindestens 700 Jahren ausgenutztes Terrain.

Wenn auch später wohl das Verbot aufgehoben wurde, so gelang es nicht mehr den Pomoren in Finnmarken ihr Ansehen und ihren Einfluß von neuem zu stärken. Die junge norwegische Regierung ging mit Macht daran, die unter der dänischen Herrschaft völlig verwahrloste Provinz zu heben und verstand es, Hand in Hand gehend mit den immer zahlreicher Finnmarken besuchenden und besiedelnden norwegischen Fischern, die Weißmeerfischer allmählich, selbst aus den letzten ihnen noch heute gehörenden sechs Vertragshäfen herauszuschieben. Sie sind im Begriff auch den letzten, bisher noch jährlich benutzten Hafen Kiberg zu verlassen.

Im Jahre 1902, dem letzten, von dem mir offizielle Daten vorliegen, betrieben den Fang an der Murmanküste etwa 3300 Fischer, welche sich aus zwei Hauptelementen zusammensetzen: a) Wandernde, b) Seßhafte.

Zu den ersteren gehörten die, bis vor kurzem noch im Frühfrühlinge durch Lappland auf dem Landwege größtenteils, jetzt fast ausschließlich erst im Sommer per Dampfer und Seglern anlangenden Weißmeerfischer etwa 2250 Mann und etwa 70 aus dem Innern der Halbinsel zur Küste ziehende Lappen, zu den zweiten Bewohner Kolas, etwa 60 Mann und Kolonisten etwa 620 Mann aus den im Laufe der letzten 40 Jahre entstandenen Kolonien.

Wie an den Küsten Norwegens, so bemerken auch wir an der Murmanküste in der letzten Zeit eine bedeutende Veränderung im Tierleben des Meeres, welche einerseits in einer Änderung der migratorischen Richtung gewisser höherer und niederer Tierformen, ander-

---

<sup>1</sup> Ein Bericht des Amtmanns von Finnmarken vom Jahre 1774 gibt die Anzahl der russischen Fischer mit 1300, die der einheimischen mit 300 Mann an, ein anderer von 1775 sagt direkt, daß die Russen das Hauptkontingent der Fischer Finnmarkens bilden. »Russerne har uden tvivl opfisket mere end hans Majestäts den Dansk konges Undersatter.«

seits in dem Verspäten oder sich Fernhalten der Hauptnutzfische zu und von den Küsten ihren Ausdruck findet. Sache der internationalen Erforschung des Nördlichen und Atlantischen Ozeans ist es, Klarheit in die Frage zu bringen, die Gründe für diese Änderungen zu erkennen und Mittel zur Vorbeugung der Kalamität eines Verfalles des Fischereigewerbes zu finden.

Die russische Expedition, die zu leiten ich die Ehre habe, beschäftigt sich vorherrschend mit der Lösung dieser Fragen im Bereiche des Barentsmeeres. Ihr ist die schwerste Aufgabe zugefallen, die sie zwingt ununterbrochen, sowohl während des monatelangen Sommertages, wie auch während der langen, stürmischen Polarnacht, die Arbeiten mit ihrem Expeditionsschiff »Andrei Perwoswanny« zu führen, da bei uns nichts vorgearbeitet war, wie an den Küsten und in den Meeren, in welchen unsre Kollegen arbeiten.

Wir sind sogar gezwungen beizutragen zur Richtigstellung der falsch angegebenen Konturen der Küste, und Tiefenmessungen in größerem Umfange vorzunehmen zwecks Sicherung des Einlaufens in die verschiedenen Buchten und Fjorde, ganz abgesehen von solchen im Rayon des Fischfanges, da wir beim Beginne der Arbeiten vor sieben Jahren das ganze Meer, das wir untersuchen sollten, nach Osten vom Meridiane von Waida-Guba ab, so ziemlich als reines weißes Feld auf den Seekarten abgebildet fanden.

Wenn es selbstverständlich die Pflicht unsrer Expedition ist, dem Fischer auf den rechten Weg zu verhelfen, den er eingeschlagen hat, um erfolgreich seinem Gewerbe obliegen zu können, so war auch das Komitee für Hilfeleistung der Pomoren, dessen wichtigster Bestandteil mit die wissenschaftlich-industrielle Murmanexpedition bildet, außerdem auch noch gezwungen dafür zu sorgen, daß der Murmanküste überhaupt einige der notwendigsten Lebensbedingungen gegeben würden. Dank seinen Bemühungen wurde unter anderm die Anzahl der Leuchtfener bedeutend vermehrt und eine Küstenbeleuchtung auch während des Winters angeordnet, es wurden zwei Rettungsstationen mit je einer Rettungsskoite errichtet, eine Winterdampferverbindung mit Vardö durchgesetzt, ein alle Fangplätze der Murmanküste untereinander und mit Archangel einer-, Vardö anderseits, vereinigende Telegraphenverbindung hergestellt, welche schnell über alle die Fischereien betreffenden Daten, Nachrichten in Bulletinform verbreitet und vieles andre, den Fischfang und das Kolonisationswesen Hebende ins Leben gerufen.

Hieraus wird man ermessen können, wie schwierig und kompliziert

die Lage der Expedition ist, die nicht nur so ziemlich angewiesen allein auf die eignen Erfahrungen und Kombinationen den richtigen Weg zur Erreichung der vorgesteckten Ziele zu finden hat, sondern auch dem Fischer Lehrer und Berater sein muß, da die alten Formen des Fischfanges allmählich ebenso haltlos und untauglich werden, wie die Fahrzeuge, mit denen seit Jahrhunderten der Fang betrieben wurde, sich überlebt haben und nicht mehr den veränderten Fangbedingungen entsprechen.

Wenn ich also im folgenden eine kleine Schilderung von Fangbooten und Fangweise gebe, so ist sie bloß zu betrachten als die Schilderung eines Zustandes, der sich überlebt hat, und an dessen Änderung und Aufbesserung seitens der Regierung und des Komitees stark gearbeitet wird.

Den mir vorliegenden offiziellen statistischen Daten, welche, nebenbei gesagt, nichts weniger als genau sind, aber doch ein gewisses Bild geben, entnehme ich einige allgemein interessierende Bemerkungen. So fischten an der Murmanküste in der Zeitperiode von 1880—1902 im Durchschnitt etwa 3500 Mann jährlich. Die höchste Anzahl, 4963 wurde 1885, die niedrigste 2071 Mann 1887 notiert. Als beste Fangjahre dürften 1882 und 1883 genannt werden, in denen von 2834 bzw. 3322 Fischern je 1 Million Pud Fische gefangen wurde. Als schlechteste müssen die Jahre 1884 und 1885 betrachtet werden, in denen 4633 bzw. 4963 Fischer bloß etwa 500000 bzw. 525000 Pud fingen (1 Pud = 16 kg), 110 bzw. 106 Pud per Mann<sup>1</sup>. Die nächstschlechtesten Jahre waren 1880 mit einem Fang von etwa 112 und 1898, 1899 und 1900 mit einem solchen von je 118 Pud per Mann. Dabei war aber der Verdienst des Fischers ein sehr verschiedener. 1885 kam per Mann bloß 55 Rubel. Das Jahr war das absolut schlechteste, 1884 und 1880 je 75 Rubel, 1898 = 116 Rubel, 1899 = 122 Rubel und 1900 = 93 Rubel.

Den höchsten Verdienst hatten die Fischer 1882 = 193 Rubel per Mann, dann folgen 1903 mit etwa 164, 1883 mit 163, 1881 mit 146, 1895 mit 133 Rubel.

Von den Fischarten bilden das Hauptfangobjekt Kabeljau (*Gadus callarias* s. *morrhua*), dessen Preis man jetzt im Durchschnitt auf 1 Rubel 20 Kop. am Platze feststellen kann. Dann folgt der Schellfisch (*Gadus aeglefinus*), Köhler (*Gadus virens*) und die drei Katfisch-

<sup>1</sup> Der Fang des Jahres 1904, über den noch keine Daten vorliegen, dürfte aber wohl der schwächste sein.



arten (*Anarrhichas lupus*, *A. minor*, *A. latifrons*) — etwa gleich im Preise stehend, der gewöhnlich 50% vom Kabeljaupreise beträgt. Dann kommen die Heilbutten — *Hippoglossus vulgaris* und *Platyso-maticthys hippoglossoides* — im Preise gewöhnlich doppelt so hoch, als der Kabeljau, und endlich der Rotbarsch (*Sebaster norvegicus*), Scholle, Flunder u. a. m., deren Preise stark schwanken, bald sich dem Kabeljaupreise nähernd, bald unter den des Schellfisches sinkend. Auf den Leinen fangen sich regelmäßig auch Haifische (*Laemargus borealis* Scorb. = *Acanthorhinus carcharias* Gunn. und *Squalus acanthias* L.), deren Leber allein zur Ausnutzung kommt, Rochenarten (besonders häufig *Raja radiata* Donovan.) u. a. nicht zu den Nutzfischen zählende.

Speziell mit Haifischfang beschäftigen sich auf den Bänken nur einige Deckboote, gelegentlich wird er aber auch von nicht speziellen Haifischfängern an großen Handangelhaken, welche mit Seehundspeck besteckt sind, gefangen näher der Küste und in den Fjorden.

Das Hauptfanggerät bildet an der Murmanküste die Grundangleine, welche meist unverhältnismäßig lang ausgelegt wird. Die Grundleine (Jarus) setzt sich zusammen aus Einzelstücken von 180 Faden (à 6') Länge, dem Tjuk, welcher per Faden einen, an etwa  $\frac{1}{2}$  Faden dünner Leine befestigten Angelhaken besitzen, der gewöhnlich mit *Mallotus villosus*, *Ammodytes tobianus*, Junghering oder Sandwurm (*Arenicola marina*) beködert wird. Eine volle Leine bilden 40 Tjuk, die somit in einer Gesamtlänge von 7200 Faden = etwa 13 Kilometer auf dem Meeresgrunde sechs Stunden lang bis zu ihrer Hebung ausliegen. Einen vollen Jarus besitzen nur wenige Fischer und überhaupt ist diese lange Leine sehr unpraktisch. Sie führt zu vielen Verlusten an Gerät, da bei aufkommendem Sturm die ganze Leine sehr häufig nicht aufgenommen und der im Meere zurückgelassene Teil nicht mehr aufgefunden werden kann. Die finnmarkenschen kürzeren, mit mehr Haken besetzten Grundleinen von 1800 Haken per Aussatz sind viel praktischer, handlicher und weniger Verlusten an Gerät unterworfen.

Der Köderfisch, Lodde, Sandaal, Junghering wird in Zugnetzen gefangen, deren Maschen der Größe des Fisches entsprechen und es gehört mit zu den großen Mißständen, unter denen der Fischfang an der Murmanküste leidet, daß es bisher nicht gelungen ist, die Versorgung der Fischer mit Köder, ähnlich wie in Finnmarken, zu organisieren. Der russische Fischer ist noch immer nicht davon zu überzeugen, daß die viele Zeit, welche er beim Suchen und Fangen

der Köderfische verliert, viel nützlicher verwandt werden könnte, wenn er den Köder kaufen würde von einem, speziell mit seinem Fange sich beschäftigenden Dampfer. Er kauft ihn wohl, wenn er keinen Köderfisch in der Nähe seiner Fangstation findet, von Dampfern, die den Versuch machten, sich speziell mit Köderfischfang zu beschäftigen, geht aber unbedingt selbst auf den Fang aus, falls der Köderfisch ihm erreichbar ist und zwingt dadurch die Dampfer ihren dann unverkaufbaren Köderfisch in See zu werfen und schließlich überhaupt den Fang, als zu unsicher im Absatze, aufzugeben.

Mit der Handangel wird viel weniger gefangen; sie ist nur üblich bei den Kolonisten norwegischen und finnischen Stammes. Trawlfang wird noch gar nicht betrieben, für ihn ist auch nach den Untersuchungen unsrer Expedition im Bereiche des Küstenfanges, der bisher an der Murmanküste ausschließlich bloß betrieben wurde, nur sehr wenig günstiges Terrain vorhanden (in der Mündungsgegend des Motkafjordes).

Die größte Anzahl der Fangboote ist noch herzlich primitiv. Kaum 10% gehören modernem Typus, alle übrigen dem veralteten russischen oder norwegischen an. Nach offiziellen Angaben betrug die Anzahl der in Tätigkeit sich befindenden Fangboote im Durchschnitt für das Jahrzehnt 1893—1902 etwa 950 Fahrzeuge. Die meisten 1062 Boote arbeiteten 1898, die wenigsten 769 Boote 1893 (1902 betrug die Anzahl 922). Nach den Angaben des vom Komitee zur Unterstützung der Pomoren unterhaltenen statistischen Bureaus verteilten sich 1899 die Fahrzeuge wie folgt:

#### Russischer Typus:

Schnjaken	453	oder	45,9%
Troiniki	154	-	15,6%
Karbas	118	-	11,9%

#### Altnorwegischer Typus:

Jollen (Ottringer) 190 oder 19,2%

#### Moderne Fahrzeuge:

Skoiten, Listerboote (Deckfahrzeuge)  
und Femboring (Halbdeckfahrzeuge) 73 oder 7,4%

Schnjaken, Troiniki, Karbasse, Ottringer führen einen Mast, der bei den drei ersten sehr leicht niederlegbar ist, mit einem Raasegel, die modernen Fahrzeuge sind meist zweimastig und führen schräge

Segel. Die Schnjaken können etwa 250 Pud Fisch, die Troiniki 130, die Ottringer 100, die Karbasse 75, die modernen Fahrzeuge 500—1000 Pud und mehr aufnehmen. Die ersteren können, falls sie nicht sehr riskieren wollen, bloß Küsten-, die letzteren auch Hochseefang betreiben, wie ihn die Norweger mit Fahrzeugen ähnlichen Typus bis Bären-Insel und Spitzbergen ausdehnen. Die modernen Boote haben vier bis fünf Mann, die Schnjaken vier, die Troiniki und Ottringer drei, die Karbasse zwei Mann Besatzung. —

Die Expedition hat eine Anzahl moderner Deckboote angekauft, darunter auch ein voll ausgerüstetes Robbenfangschiff, und sie gegen allmähliche Abzahlung an verschiedene Kolonisten verkauft, bei denen man überhaupt die Neigung bemerkt, sobald es die Mittel erlauben, Fangboote modernen Typus anzuschaffen.

Die an der Murmanküste jetzt dem Fange obliegenden Fischer sind, wie oben bemerkt, entweder zeitweilig an die Küste vom Weißen Meere oder aus dem Innern kommende Leute, oder fest an der Küste angesiedelte. Die ersteren wohnen für die Zeit des Fischfanges jetzt ausschließlich in den Fangstationen der Ostküste, mit Ausnahme einiger weniger im Motkafjord fischenden (darunter die Motkalappen in Titowka). Die meisten der seßhaften bewohnen die Städte Kola und Alexandrowsk, sowie die Fjorde der Westhälfte der Murmanküste (West vom Kolafjord) und den Kolafjord. Unter ihnen sind manche alte norwegische Kolonisten zu nicht unbedeutendem Reichtum gelangt, im allgemeinen führen alle norwegischen und finnischen Kolonisten ein ganz behagliches Dasein, wobei manche schon wohlhabend zu nennen sind, prosperieren aber sehr wenig die meist an der Ostküste angesiedelten Weißmeerfischer. Der Grund dafür liegt in der mangelhaften Organisation des Kolonisationswesens durch Kolonisten russischer Nationalität und steht die Frage der Reorganisation des Kolonisationswesens auf dem Arbeitsprogramm des Komitee für Unterstützung der Pomoren, die einen jüngst ausgearbeiteten Entwurf der Beratung einer Kommission überwiesen hat.

Was die Zeitperiode betrifft, innerhalb derer der Fischfang betrieben wird, so läßt sich bemerken, daß ihr Beginn seit den letzten 12 Jahren immer später und später in den Sommer hineinfällt. Die Weststationen, an denen früher der Fischfang schon im April begann, werden nun nicht mehr besucht, seitdem der Fisch erst im Sommer an der Ostküste zu erscheinen begann, und auch hier traf er im vorigen Jahre erst so spät ein, daß die Fischer den Fang kaum 1½ Monate lang betreiben konnten, da sie spätestens Mitte September

a. St. ins Weiße Meer zurückkehren müssen. Der Fisch steht aber nach unsern Beobachtungen lange in den Herbst hinein an den Küsten, wie er auch schon im März weiter in See hinaus in Mengen von uns mit dem Trawlnetz gefangen wurde. Sein Fang wird somit allmählich nur noch zugänglich werden einer seßhaften Bevölkerung und Hochseefischern, weshalb denn auch unsre Expedition eifrig damit beschäftigt ist durch ihre Meeresuntersuchungen den Boden für den Beginn des Hochseefanges zu ebnen. Die Zukunft der Murmanfischereien liegt somit im Hochseefang, betrieben durch eine vorherrschend seßhafte Bevölkerung.

Zu dem Fang der Meeressäugtiere übergehend, muß ich bemerken, daß der vor 15 Jahren noch so lukrative Walfang an den Küsten Finnmarkens und Lapplands nun noch bloß historisches Interesse besitzt. Als er 1885 auf seiner Höhe stand, wurde er von 32 norwegischen und 6 russischen Waldampfern (darunter 1 Schlepper) betrieben, deren Stationen sich in Norwegen von der russischen Grenze bis zum Nordkap zogen, während die russischen in der Arabay und im Jeretikihafen (Port Wladimir) stationiert waren.

Hauptfangobjekte waren östlich vom Nordkap bis zum Jahre 1885 nach GOEBELS<sup>1</sup> Angaben Blauwale: *Balaenoptera sibbaldi*, nebst den beiden von GOEBEL abgeschiedenen Formen *B. grimmi* und *B. andrejewi* (publiziert 1888 im Wjestnik Rybolowstwa), der Finnwal mit dem Longrohr<sup>2</sup> (*B. musculus*) und *Megoptera boops*, der Knörr oder Knolwal, die auch gleichzeitig allein die Bartenwale im Osten vom Nordkap repräsentierten.

Seit dem plötzlichen Auftreten des *B. borealis* (Seiwal) in ungeheuren Mengen im Jahre 1885, dem später *B. rostrata* (Zwergwal) folgte, begann das Verschwinden der Blauwale, denen auch bald Finnwale und Knörre folgten, aus den Gewässern der Murmanküste und Ostfinnmarkens und ihr Auftreten in größeren Mengen bei Island, Forör und an den Westküsten Norwegens während der Sommermonate. Zu bemerken ist noch, daß als Seltenheiten östlich vom Nordkap 1896—1902 Pottwale und, wenn ich nicht sehr irre, auch ein Nordkaper, letzterer von dem Dampfer einer auf Magerö gelegenen Walfangstation, geschossen wurden.

<sup>1</sup> H. GOEBEL, »Unser Walfischfang«, Wjestnik Rybolowstwa 1888 (russisch), »Unsre Nordwest-Grenzmark Lappland«, Russkoje Ssudochodstwo 1904 u. 1905 (russisch).

<sup>2</sup> Nach Ansicht der norwegischen Walfänger ein Bastard zwischen *B. sibbaldi* und *musculus*, nach GOEBELS sehr alte ♂ von *B. musculus*.

Im gegebenen Augenblick existiert keine Station mehr, weder an der Murmanküste, noch in Ostfinnmarken; — alle schlossen sie, beginnend mit den östlichst belegenen beiden russischen (1890) innerhalb der folgenden 12 Jahre ihre Fangtätigkeit und siedelten zum Teil nach Island, den Faröern und Westfinnmarken über. Die letzte, Mehaven, stellte ihre Tätigkeit erst 1903 ein, nach Publikation des neuen norwegischen Walgesetzes, das den Walfang von der norwegischen Küste aus überhaupt verbietet.

Außer den oben genannten Walarten kommen nach GOEBEL noch folgende Cetaceen an der Murmanküste vor: *Orca gladiator*, *Delphinus acutus*, *Phocaena communis*, *Delphinapterus leucas*, von denen bloß letzterer noch heute im Weißen Meere und bei Nowaja Semlja ein Fangobjekt bildet. An der Murmanküste sind gelegentlich einzelne Weißwale erbeutet worden: vor einigen Jahren ein in Netzen an der Ostküste ertrunkener und zwei bei Zip-Nowolok durch Büchsenkugeln getötete; außerdem wurden über Hundert Exemplare im Winter 1903/04 gefangen.

Gleichwie der Walfang an der Murmanküste nur noch historisches Interesse hat, dürfte im Weißen Meere auch der Walroßfang bald bloß ein solches beanspruchen. Nur noch wenige Exemplare werden jetzt von den Robbenfängern im Treibeise erbeutet, die mit der Harpune angeworfen und durch Büchschüsse getötet werden. Vor etwa 100 Jahren bildete das Walroß noch ein eifrig verfolgtes Fangobjekt der Weißmeerjäger, die es hauptsächlich bei Spitzbergen, in den ozeanen Teilen des Weißen Meeres und bei Nowaja Semlja jagten. Anfang des 19. Jahrhunderts sank das Walroßfanggewerbe plötzlich, und die Fangschiffe begannen sich dem Seehunds- und Weißwalfange an den Küsten Nowaja Semljas zuzuwenden, der aber auch allmählich wieder so sehr sank, daß nun kaum zwei bis drei Schiffe noch jährlich, hauptsächlich des Alpenlachs- (*Salmo umbla* var. *alpinus*) fanges halber, direkt nach Nowaja Semlja gehen.

Zu entwickeln beginnt sich aber nun allmählich der russische Frühlingsrobbenfang im Weißen Meere und vor dessen Mündung von Fangschiffen aus, deren Anzahl in den letzten Jahren zwischen fünf bis zwölf Dampfern und Seglern schwankte. Diese Schiffe besuchen auch auf zweiter Tour meist die Küsten Nowaja Semljas.

Sehr entwickelt und lohnend ist dagegen der Frühlingsfang der Robben mit Booten vom Lande aus im Weißen Meere, vom Dwina-busen ab bis Kap Orlow auf dem Treibeise, wobei die Robben auf den Schollen meist umringt und geschossen, seltener geschlagen werden.

Speziell an der Murmanküste hat sich noch in den letzten Jahren ein Winterfang von sehr fetten Grönlandrobben, deren Herkunft vorläufig noch nicht genau bestimmt ist, herausgebildet, vom Ufer aus in Stellnetzen. Er wirft den Kolonisten einen sehr guten Ertrag ab.

Hauptgegenstand des Robbenfanges ist *Phoca groenlandica* im Frühling und Winter, *Trichechus rosmarus*, *Erignatus barbata* und *Phoca foetida* im Sommer (die beiden letzteren werden übrigens in gewisser Anzahl auch in Stellnetzen im Weißen Meere und an der Murmanküste gefangen). Gelegentlich werden auch *Halichoerus grypus* und *Phoca vitulina* mehr oder weniger als Seltenheiten erbeutet; *Cystophora cristata* ist jedoch noch nie erbeutet worden.

Die Anzahl der jährlich hauptsächlich beim Küstenfange erbeuteten Robben schwankte 1881—1903 sehr nach den offiziellen statistischen Angaben, welche jedoch sehr ungenau sind. Die höchste Anzahl der am Küstenfang beteiligten Boote wird mit 975 für 1897 angegeben, welche 48 212 Robben und 18 Weißwale erbeuteten, die geringste 279 für 1889, welche 14 501 Robben fingen. Die meisten Robben, 71 015 Stück, wurden im Jahre 1898 als gefangen angegeben und den höchsten Geldertrag hatte das Jahr 1902 ergeben, 136 503 Rubel, bei 64 544 getöteten Robben.

Diese Daten sind sehr unsicher und infolge einer sehr nachlässigen Bearbeitung des Materials der letzten 5 Jahre, besonders 1899—1903, ist nicht einmal zu ersehen, ob sich die Angaben bloß auf den Fang vom Ufer aus im Weißen Meere, oder überhaupt auf den Fang von Robben an allen Küsten des Weißen und Eismeeres und von Fangschiffen aus beziehen.

---

# Experimentelle Untersuchungen an Eiern von *Philine aperta* (Lam.).

Von

W. Schimkewitsch.

---

Mit 36 Figuren im Text.

---

Vorliegende Untersuchungen habe ich im Jahre 1903 auf der zoologischen Station in Roscow ausgeführt und halte ich es für eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. IVES DELAGE auch an dieser Stelle meinen Dank für die genossene Gastfreundschaft auszusprechen.

Die Eier von *Philine aperta* werden in Gestalt einer langen Schnur, in welcher sich Eier verschiedener Entwicklungsstadien vorfinden, abgelegt. Während an dem einen Ende der Schnur die Furchung der Eier vor sich geht, erfolgt an dem andern bloß die Ausscheidung der Reduktionsbläschen.

Normal werden zwei kleine helle Bläschen ausgeschieden, von denen das eine sich in gewöhnlicher Weise in zwei teilt; die Furchung erfolgt alsdann nach dem für Gastropoden gewöhnlichen Typus: die vier Makromeren teilen vier kreuzweise zu ihnen angeordnete Mikromeren und darauf noch vier Mikromeren usw. ab. Die Eischnüre waren in Gefäßen, die 1500 ccm Lösung enthielten, untergebracht; die Aeration erfolgte mittels des Apparates von JULIUS REICHELT in Berlin.

Dieser Apparat dient sogar in der Form des Modelles mittlerer Größe ausgezeichnet für die Aeration von 10—15 Aquarien. Hauptsächlich wurde die Einwirkung von Lithium chloratum in Lösungen von 0,25%, 0,50%, 0,75%, sowie von Lösungen von Weintraubenzucker (*Saccharum uvicum*) in einer Konzentration von 0,5%, 1%, 2% studiert.

Als eine Allgemeinerscheinung sowohl bei den Versuchen mit Lithium chloratum, als auch mit Zuckerlösungen stellt sich eine

Verlangsamung des Entwicklungsprozesses dar, was sowohl ich bei meinen Versuchen an Eiern von Cephalopoden, sowie Hühnereiern, als auch viele andre Forscher in verschiedenen Fällen einer Entwicklung in Lösungen beobachtet haben. Normalerweise erfolgt bei den Eiern von *Philine* der Prozeß der Reduktion, der Furchung und der Gastrulation im Verlauf von einigen Stunden, so daß am Schlusse des zweiten Tages in der Eihülle ein vollkommen ausgebildeter und Drehbewegungen ausführender Veliger vorhanden ist. In einer 0,5% igen Lösung von Lithium chloratum wird eine Blastula und der Beginn der Epibolie erst nach zwei Tagen, die Gastrulation bisweilen erst am dritten Tage beobachtet.

Besonders demonstrativ ist in dieser Hinsicht die Einwirkung von Zuckerlösungen:

Eier, welche im Beginn der Furchung in eine 1% ige Lösung eingelegt waren, bildeten die Gastrula erst nach 5 Tagen, während in 0,5% iger Lösung in dieser Zeit ein Veliger sich entwickelte, obgleich die Larven kaum angedeutete Augen hatten und noch keine Drehbewegungen offenbarten.

Die von mir in Abhängigkeit von der Einwirkung der Lösungen beobachteten Veränderungen sind dreifacher Art: 1) Abänderung des Reduktionsprozesses, 2) Abänderung des Furchungsprozesses und 3) Abweichung im Bau der Gastrula. Die letztere Erscheinung ist offenbar eine Folge der zweiten.

Unter dem Einfluß des Lithium chloratum wird eine Verlangsamung des Reduktionsprozesses, eine Größenzunahme der Reduktionsbläschen und eine Veränderung ihrer Zusammensetzung wahrgenommen; im Falle einer Vergrößerung erscheinen dieselben nämlich nicht hell, sondern körnig und enthalten sogar Dotterkörner.

Unter andern wurden folgende Abweichungen beobachtet:

1) Beide Bläschen sind fast von normaler Größe; das zweite verbleibt jedoch lange Zeit in Zusammenhang mit dem Ei vermittels eines Protoplasmastieles (Fig. 1).

2) Beide Bläschen sind mehr oder weniger gleichmäßig vergrößert; ihr Protoplasma erscheint körnig (Fig. 7 und 8).

3) Beide Bläschen sind vergrößert, das zweite jedoch in stärkerem Maße; ihr Protoplasma ist bald feinkörnig, bald hell und enthält zuweilen Dotteranhäufungen (Fig. 2, 3, 6).

4) Das erste Bläschen ist normal d. h. klein mit hellem Proto-



plasma und zuweilen bereits in zwei geteilt, das zweite ist vergrößert und weist körniges Protoplasma auf (Fig. 5, 11, 12).

5) Das erste Bläschen ist fast normal, das zweite um ein Gerings kleiner als die Hälfte des Eies (Fig. 9 und 10).

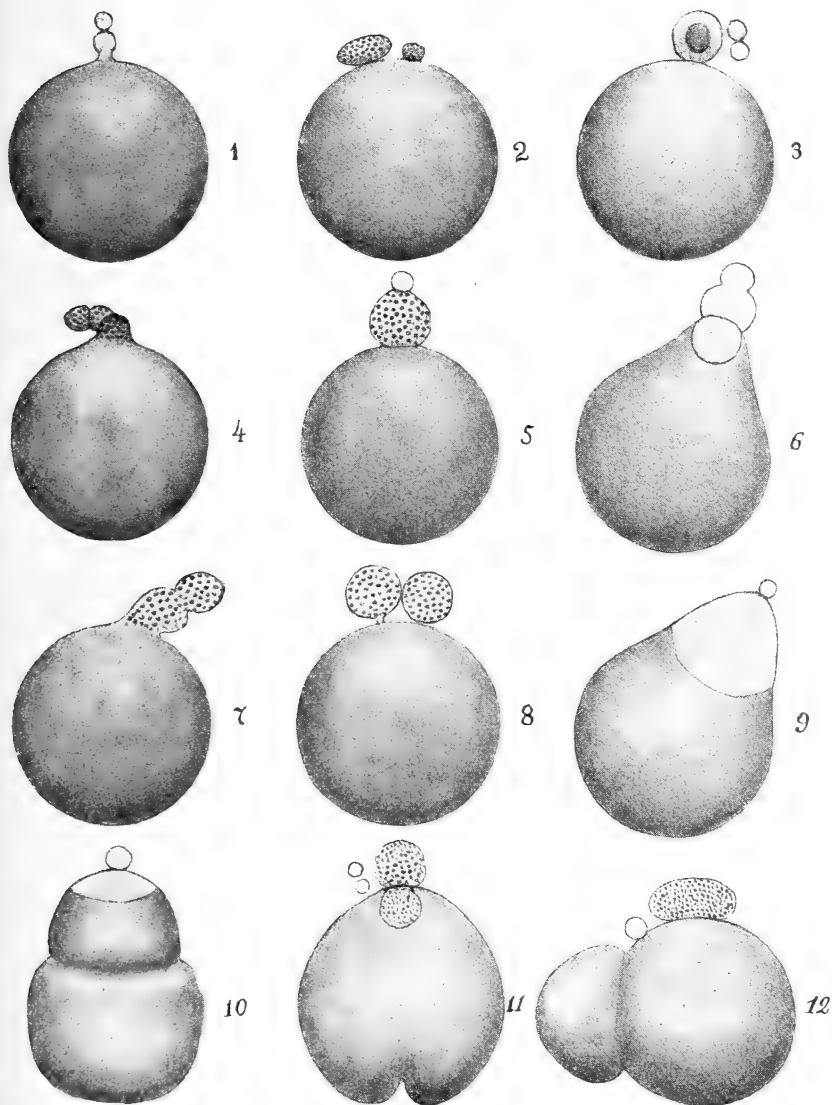


Fig. 1—12.

Eier von *Philine aperta*, welche sich in Lösungen von Lithium chloratum entwickelten: 1—3, in 0,5%iger Lösung im Verlauf von 20—22 St.; 4, in 0,25%iger Lösung im Verlauf von 20 St.; 5—12, in 0,75%iger Lösung im Verlauf von 24 St. außer dem auf Fig. 6 abgebildeten Ei, welches sich in der Lösung im Verlauf von 3 St. entwickelte.

Fälle von riesenhaften Reduktionsbläschen sind genügend bekannt und unter andern auch bei Mollusken keine Seltenheit. SALA<sup>1</sup> erhielt Riesenreduktionsbläschen an Eiern von *Ascaris* unter dem Einfluß einer Abkühlung der Eier.

Die Mannigfaltigkeit der oben beschriebenen Abweichungen erklärt sich in natürlicher Weise durch den Umstand, daß die Eier einer Schnur sich in verschiedenen Entwicklungsstadien befinden. Gelangten die Eier vor der Ausscheidung des ersten Bläschens in die Lösung, so sind beide vergrößert; gelangten dagegen die Eier nach der Ausscheidung des ersten Bläschens in die Lösung, so ist eine Größenzunahme nur an dem zweiten Bläschen zu erkennen. Die Ursache der Größenzunahme der Reduktionsbläschen ist offenbar eine mechanische und besteht meiner Meinung nach in einer Kompression der oberflächlichen Eischichten unter dem Einfluß der Lösungen, infolgedessen ein Druck auf die Innenschichten des Eies ausgeübt wird und bei der Ausscheidung des Reduktionsbläschens in den Bestand desselben eine größere Protoplasmamenge eingeht, als bei normalen Verhältnissen.

Die normalen Reduktionsbläschen sind hell und durchsichtig; dieses Verhalten beweist, daß in ihren Bestand bloß das Oberflächenprotoplasma des Eies eingeht. Bei der Größenzunahme erscheinen sie gewöhnlich körnig, was auf eine Beteiligung der tieferen Protoplasmaschichten des Eies hinweist. Bisweilen wird auch, wie oben erwähnt ist, in das Reduktionsbläschen aus dem Ei eine gewisse Menge Dotter ausgepreßt. Daß die oberflächlichen Protoplasmaschichten die Eier, welche in Lösungen sich entwickeln, sich im Zustande einer gewissen Spannung befinden, habe ich auch an den Eiern von *Loligo* beobachtet, wodurch einige anormale Erscheinungen bei der Entwicklung von *Loligo*-Eiern in Lösungen erklärt werden<sup>2</sup>. Außer den oben beschriebenen Abweichungen bei der Reduktion der Eier von *Philine* während der Entwicklung in Lösungen von Lithium chloratum, werden auch noch andre weniger leicht erklärbare Erscheinungen beobachtet, bei welchen ich mich jedoch nicht aufhalten werde.

Ich wende mich nun den Veränderungen des Furchungs-

---

<sup>1</sup> SALA, Experimentelle Untersuch. über die Reifung und Befruchtung des Eies von *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLIV. 1895.

<sup>2</sup> SCHIMKEWITSCH, Experimentelle Untersuch. an meroblastischen Eiern. I. Cephalopoden. Diese Zeitschrift. LXVII. Bd. 1900.

prozesses zu, wie sie bei der Einwirkung von *Lithium chloratum* und Zucker auf die Eier beobachtet werden.

1) Eine recht häufige in den Lösungen von *Lithium chloratum* und Zucker zu beobachtende Abweichung, welche bereits von vielen Forschern an den Eiern andrer Tiere beschrieben worden ist, stellt die Kernfurchung ohne nachfolgende Protoplasmafurchung dar. Die Kernanzahl läßt sich an lebenden Eiern leicht durch den hellen Hof erkennen, welcher jeden Kern umgibt.

Der Kern teilt sich in zwei und vier Kerne (Fig. 13 und 17), während das Protoplasma ungeteilt bleibt. Bei der Vierteilung ordnen sich die Kerne gewöhnlich kreuzweise an. Ebenso werden auch Eier mit fünf und noch mehreren Kernen angetroffen (Fig. 20 und 21). Bisweilen beginnt in diesen Eiern dennoch eine Segmentation des Protoplasma. So beobachtete ich z. B. ein Ei, welches aus

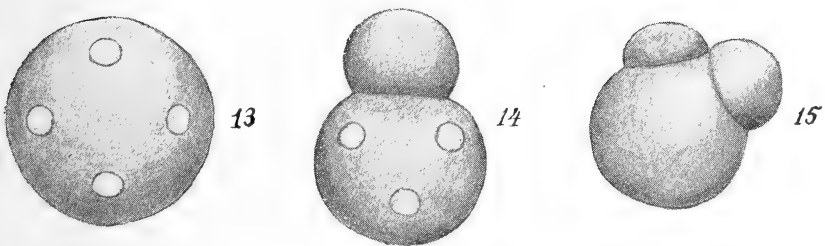


Fig. 13–15.

Eier von *Philine aperta* nach einer Entwicklung im Verlauf von 24 St. in einer 2%igen Zuckerlösung.

einem sehr großen dreikernigen und einem kleinen einkernigen Blastomeren bestand (Fig. 14).

In den vielkernigen Eiern wird zuweilen der Anfang einer Teilung des Eiprotoplasmas in zwei Blastomeren beobachtet: so weist ein sechskerniges Ei den Beginn einer Einschnürung in zwei dreikernige Blastomeren auf (Fig. 30).

Es läßt sich an derartigen Eiern desgleichen die Bildung von knospenartigen Vorsprüngen erkennen, infolgedessen der Furchungsprozeß eine Ähnlichkeit mit der Knospung aufweist (Fig. 19 und 21).

Derartige Fälle einer Furchungsretention des Protoplasmas bei fortdauernder Kernteilung sind vielfach von einer Reihe von Forschern beschrieben worden. Die Verhältnisse, unter welchen diese Erscheinung beobachtet wird, sind recht mannigfaltig: Kompression des Eies, Anwesenheit von Salzen im Wasser, ungenügender Wasserzufluß u. dgl.

Alle diese Bedingungen verursachen offenbar eine Verdichtung des Protoplasma und größere Zähflüssigkeit desselben. Diese Erklärung gilt vollkommen auch für den vorliegenden Fall. Schwerer ist die Bildung der knospenartigen Vorsprünge, wie sie in Lösungen von Lithium chloratum beobachtet werden, zu erklären,

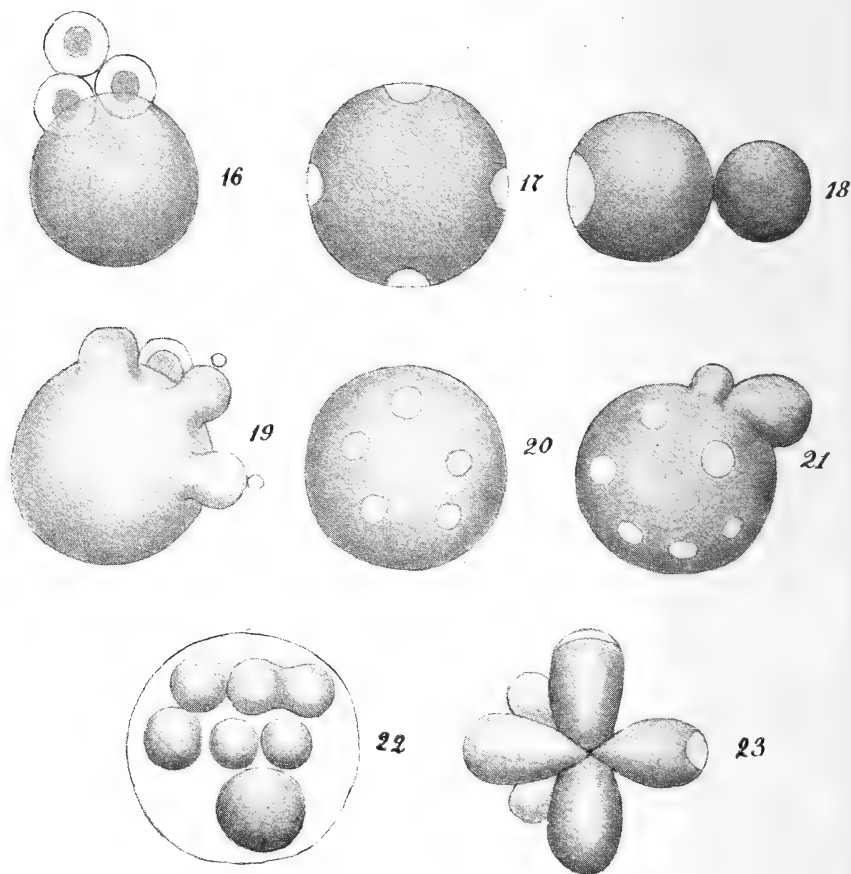


Fig. 16—23.

Eier von *Philine aperta*, welche sich in Lösungen von Lithium chloratum entwickelt hatten: 16—19 in einer 0,5%igen Lösung im Verlauf von 20—22 St.; 20—22 in einer 0,5%igen Lösung im Verlauf von 40 St.; 23 in einer 0,25%igen Lösung innerhalb 22 St.

während in den Zuckerlösungen die vielkernigen Eier augenscheinlich eine nachfolgende Furchung durchmachen.

Eine weitere, sowohl in Lithium- als auch in Zuckerlösungen beobachtete Veränderung ist die anormale Folge der Furchung und die anormale Anordnung der Blastomeren, wobei der Unterschied in

der Größe der Makro- und Mikromeren bei weitem nicht so scharf ausgeprägt sein kann als in normalen Eiern. In den verschiedenen Fällen habe ich folgende Abweichungen beobachtet.

1) Das Ei ist in zwei ungleiche Blastomeren geteilt (Fig. 12, 18 und 26).

2) Das Ei ist in drei Blastomeren geteilt (Fig. 27 und 32). Bisweilen ist der Größenunterschied der Blastomeren ein geringer, bisweilen jedoch ist er sehr groß (Fig. 32), wobei ein großer und zwei kleine Blastomeren vorhanden sind.

3) Das Ei ist in vier Blastomeren geteilt, wobei der Größenunterschied dermaßen beträchtlich ist, daß entweder zwei (Fig. 34) oder eins (Fig. 29) derselben als Mikromere, die übrigen als Makromeren angesehen werden können. Gewöhnlich weisen die Mikromeren ein

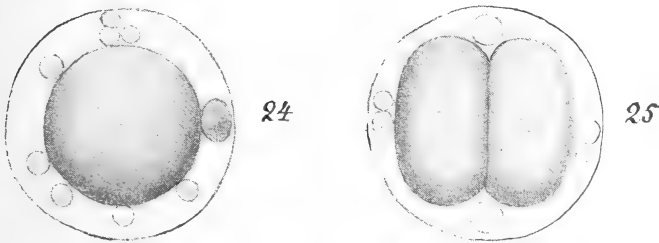


Fig. 24 und 25.

Eier von *Philine aperta*, welche sich in einer 0,25%igen Lösung von Lithium chloratum im Verlauf von zwei Tagen entwickelten.

körniges Protoplasma auf, bisweilen sind sie jedoch hell, offenbaren aber eine körnige Dotteranhäufung im Centrum.

4) Das Ei besteht aus vier kreuzweise angeordneten Makromeren und zwei Mikromeren, welche jedoch entsprechend den Achsen des Kreuzes sehr lang ausgezogen sind (Fig. 23).

5) Das Ei besteht aus fünf (Fig. 28), sechs (Fig. 22 und 36), acht (Fig. 31 und 35) Blastomeren, wobei der Unterschied zwischen Makro- und Mikromeren bisweilen deutlich, bisweilen so undeutlich ist, daß fast sämtliche Blastomeren gleich groß sind. Die Anordnung der Blastomeren ist verschieden: bald sind dieselben in einem Haufen, bald in zwei Parallelreihen (Fig. 36), bald ganz unregelmäßig (Fig. 31), angeordnet.

6) Ich traf auch eine eigenartige Veränderung an, welche wahrscheinlich ihre Entstehung einem der Knospung ähnlichen Prozeß, wie er oben beschrieben, verdanken. Das Ei bestand aus einem

oder zwei Makromeren und einigen an der Peripherie in Zwischenräumen verstreut liegenden hellen Mikromeren (Fig. 24 und 25).

Den Abweichungen des Furchungsprozesses bei künstlichen Bedingungen ist bisher wenig Aufmerksamkeit geschenkt worden. Auch in normalen Verhältnissen werden bisweilen verschiedene Abweichungen beobachtet. Ich erinnere hier an die Arbeit von E. WILSON, OSBORN und M. WILSON<sup>1</sup> über die Furchung bei *Renilla*, bei welcher die Neigung zu Abweichungen eine auffallende ist. Die Eier zerfielen nach einer entsprechenden Kernteilung bald in 32, bald in 16,

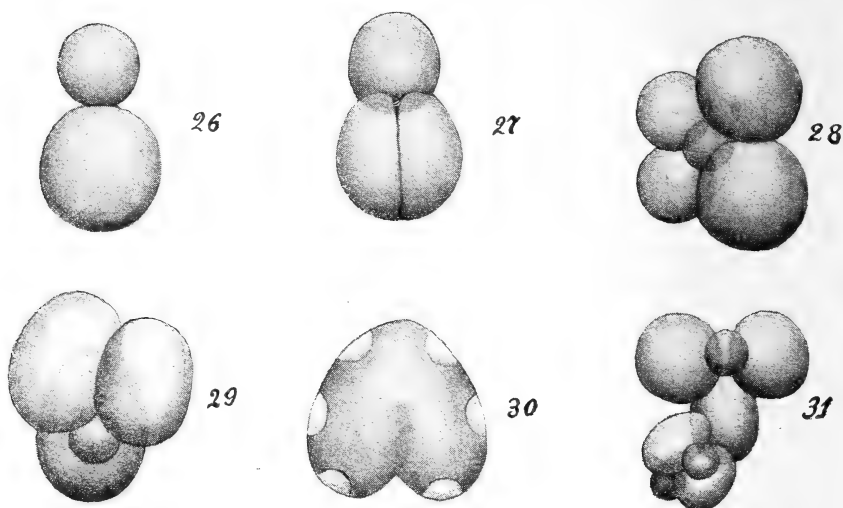


Fig. 26—31.

Eier von *Philine aperta*, die sich im Verlauf von 20 St. in einer 0,25%igen Lösung von Lithium chloratum entwickelt hatten.

bald in 8, bald nur in 2 Blastomeren, im letzteren Falle jedoch mit einer nachfolgenden Teilung jedes der 2 Blastomeren in 4. Außerdem wurden Eier, welche aus 2 und 4 Blastomeren bestanden, angetroffen, wobei 1 Blastomer sehr klein war, so daß das Ei an meine Fig. 26 erinnerte. Desgleichen wurden Eier beobachtet, welche aus einer großen Masse und 4 oder 5 kleinen Blastomeren bestanden; diese Masse zerfiel jedoch später in Blastomeren, deren Zahl bis 16 betrug. Der Entstehungsprozeß eines derartigen Stadiums entspricht wahrscheinlich nach den Abbildungen 59, 63—67 von WILSON dem-

<sup>1</sup> EDMUND WILSON, OSBORN and MEREDITH WILSON, Variation in the Yolk cleavage of *Renilla*. Zool. Anz. Bd. V. 1882. — E. B. WILSON, The development of *Renilla*. Philosoph. Trans. Vol. CLXXIV. 1884.

jenigen, welchen ich auf Fig. 19 und 21 abgebildet habe und der mit einer Knospung verglichen werden kann. Es werden auch Eier angetroffen, in denen sich zunächst die periphere Schicht furcht, während die zentrale Masse ungefurcht bleibt. In allen diesen abweichenden Fällen entstand ein normaler Embryo. EISMOND beobachtete verschiedene Abweichungen bei der Entwicklung der Eier von *Toxopneustes lividus*, wenn sich dieselben in Haufen, unter gegenseitiger Kompression entwickelten<sup>1</sup>.

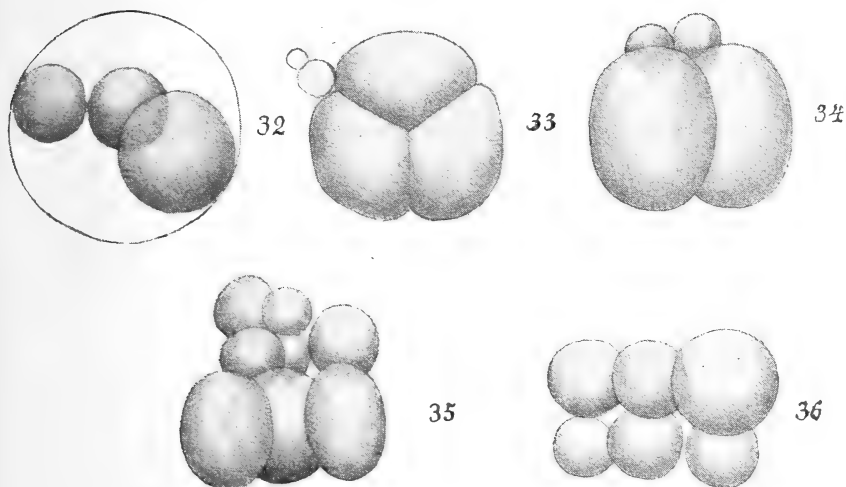


Fig. 32—36.

Eier von *Philine aperta*, die sich im Verlauf von 24 St. in einer 0,75%igen Lösung von Lithium chloratum entwickelt haben.

Von den verschiedenen Abweichungen zeichnet und beschreibt er folgende: 1) Eier mit recht unregelmäßigem Verlauf der Furchung unter Bildung von Makro- und Mikromeren; 2) Eier, in denen sich nur ein kleiner peripherer Abschnitt furchte, wie bei den Cephalopoden; 3) Eier, in denen sich die gesamte periphere Schicht furchte, während die zentrale Masse ungefurcht blieb; 4) Eier, bei denen die peripheren Blastomeren sich durch einen der Knospung entsprechenden Prozeß bildeten. Letzterer Fall stellt eine augenscheinliche Ähnlichkeit mit dem oben beschriebenen modifizierten Furchungs-

<sup>1</sup> EISMOND, Auszug aus dem Bericht über eine Abkommandierung ins Ausland im Verlauf der Sommerferien des Jahres 1901. Warschawskija Universitetskija Iswestija. III. 1892 (russisch).

prozeß bei *Philine* dar. Auch bei *Toxopneustes* enthalten einige Makromeren mehrere Kerne, wie bei *Philine*.

Wenn ich den Ausdruck gebrauchte, daß WILSON seine Beobachtungen unter normalen Verhältnissen gemacht hat, so soll damit nicht gesagt sein, daß die Entwicklungsbedingungen eines jeden von ihm beobachteten Eies die gleichen waren. Bei der Untersuchung von WILSON lagen die Eier nicht in Haufen, sondern waren isoliert in kleinen Gefäßen, wobei die Entwicklungsbedingungen in sämtlichen Gefäßen einander nicht gleich sein konnten. Die Eier von *Renilla* sind gegen die Einflüsse äußerer Verhältnisse empfindlicher; aller Wahrscheinlichkeit nach verursachen gerade die letzteren sämtliche Abweichungen der Entwicklung bei ihnen. Um denselben Effekt bei *Philine* zu erzielen, müssen gröbere Eingriffe vorgenommen werden, wie die Entwicklung in Lösungen, während dieselben Resultate bei *Renilla* durch die geringen Veränderungen der Verhältnisse bewirkt werden, wie sie bei der Entwicklung in kleinen Gefäßen, vielleicht sogar in natürlichen Verhältnissen gegeben werden.

Die Abweichungen, welche in den folgenden Stadien an den Eiern von *Philine* unter dem Einfluß von Lithium chloratum und Zucker erfolgen, bestehen darin, daß die Makro- und Mikromeren sich regellos in verschiedener Anzahl anordnen; allemal können jedoch an einem derartigen Ei zwei Abschnitte unterschieden werden, von denen der eine aus Makromeren, der andre aus Mikromeren besteht, wobei jedoch die Makromeren bisweilen viel zahlreicher vorhanden sind als die Mikromeren, d. h. ein dem normalen Verhalten entgegengesetztes beobachtet wird. Bisweilen ist die Verteilung der Makro- und Mikromeren vollkommen unregelmäßig, so daß keine besondere Anordnung zu erkennen ist.

In vielen Fällen ergeben die behufs weiterer Entwicklung in den Lösungen nachgelassenen Teile der Eischnüre normale Gastrulae, bisweilen auch Veliger, obgleich in starken Lösungen die Mehrzahl der Eier umkommt, wobei sich im Zellprotoplasma Vacuolen bilden.

Die Überführung der Eier in reines Wasser nach einem gewissen Aufenthalt in der Lösung ist für dieselben verderblich, wie ich es an den Eiern von *Loligo* beobachtet habe.

St. Petersburg, Juni 1905.



# **Terricole Oligochäten von den Inseln der Südsee und verschiedenen andern Gebieten der Erde.**

Von

**Oberlehrer Dr. H. Ude**

in Hannover.

---

Mit Tafel XVII und 11 Figuren im Text.

---

Das Material zu der vorliegenden Arbeit setzt sich aus Sammlungen zusammen, die mir vom Museum für Naturkunde in Berlin, zoologisch-zootomischen Institut der Universität Göttingen und naturwissenschaftlichen Museum in Hamburg zur Verfügung gestellt wurden.

Die Sammlung des Berliner Museums ist besonders reich, wenn auch nicht an Arten, so doch an Individuen, wodurch eine umfassende Beschreibung der Species ermöglicht wurde. Gesammelt ist das meiste Material von den Herren Prof. Dr. DAHL und Dr. B. FRIEDLÄNDER auf ihren Reisen nach den Inseln des Großen Ozeans.

Das Göttinger Institut erhielt einen Teil seiner Sammlung durch die bekannte Tierhandlung des Herrn C. REICHE in Alfeld.

Das vorzüglich konservierte Material, das dem Hamburger Museum gehört, ist von den Herren Prof. Dr. KRÄPELIN und Konsul G. SIEMSEN zusammengebracht.

Persönlich wurde mir eine schöne Sammlung Regenwürmer von Herrn Kais. Gouverneur Dr. A. HAHN in Herbertshöhe, Deutsch-Neuguinea, und Herrn Dr. LÜDERITZ in Tanger zugesandt.

Allen Herren, welche mir in zuvorkommendster Weise das Material zur Bearbeitung überlassen oder mir persönlich zugeschickt haben, spreche ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank aus.

Der Übersichtlichkeit wegen schicke ich eine Tabelle der untersuchten Arten voraus:

**Fam. Megascolecidae****Subfam. Acanthodrilinae***Maoridrilus Michaelseni* nov. spec.- *purus* nov. spec.- *tetragonurus* Michlsn.*Microscolex minutus* (Bedd.)*Holoscolex Reichei* nov. gen. nov. spec.**Subfam. Megascolecinae***Notoscolex reptans* nov. spec.- *unipapillatus* nov. spec.*Diporochaeta terraereginae* (Fletch.)*Pheretima recta* (Rosa)- *Morrisi* (Bedd.)- *Hahli* nov. spec.- *Perkinsi* (Bedd.)- *Dahli* nov. spec.- *montana* (Kinb.)- *capensis* (Horst)- *Sedgwicki* (Benh.)- - var. nov. *ablata*- *Houlleti* (E. Perrier)- *hawayana* (Rosa)- *halmaherae* (Michlsn.)- *lauta* nov. spec.- *hesperidum* (Bedd.)- *biserialis* (E. Perrier)- *helvola* nov. spec.- *bipapillata* nov. spec.**Subfam. Octochaetinae***Octochaetus multiporus* (Bedd.)- *Thomasi* Bedd.*Dinodrilus gracilis* nov. spec.**Subfam. Trigastriinae***Dichogaster* spec.**Fam. Glossoscolecidae****Subfam. Glossoscolecinae***Pontoscolex corethrurus* (Fr. Müller)**Subfam. Microchaetinae***Microchaetus modestus* Michlsn.

**Fam. Lumbricidae***Lumbricus rubellus* Hoffmeister*Helodrilus (Dendrobaena) rubidus* (Sav.)*Helodrilus (Allolobophora) caliginosus* (Sav.)- - *Moebii* (Michlsn.)**I. Familie Megascolecidae****1. Subfam. Acanthodrilinae*****Maoridrilus Michaelseni* nov. spec.**

(Taf. XVII, Fig. 1 a, b, c).

**Diagnose.** L. 90—140, D. 3 mm, Segmtz. 130. Schmutzig grau-grün, dorsal und Gürtel bräunlich. Kopf tanylobisch. Borsten ornamentiert, paarig, Distanz  $dd$  etwas  $> aa = bc$ . Rückenporen am Hinterende vorhanden. Nephridialporen vom 2.—10. Segment in Borstenlinie  $cd$ , vom 11. Segment ab abwechselnd in Borstenlinie  $a$  und  $d$ . Gürtel sattelförmig, von 13—19 (= 7). Ein Paar ♀ Poren auf 14. Pubertätswülste oder Papillen auf Segment 8, 15, 16, 20, 21. Zwei Paar Samentaschenporen in 7/8 und 8/9. Dissepimente 8/9—13/14 wenig verdickt. Muskelmagen im 6. und 7. Segment, kleine Kalkdrüsen im 13.—16. Segment, Mitteldarm vom 18. Segment ab, ohne Typhlosolis. Rückengefäß in ganzer Länge einfach. Lateralherzen in den drei Segmenten 11—13. Zwei Paar Hoden und Samentrichter im 10. und 11., zwei Paar kompakte Samensäcke im 11. und 12. Segment. Prostataen schlauchförmig. Penialborsten säbelförmig, ornamentiert, am distalen Ende löffelförmig ausgehöhlt. Ein Paar Ovarien und Eitrichter im 13. Segment. Samentaschen in 8 und 9, schlank birnförmig, ohne scharf abgesetzten Ausführungsgang, mit einem keulenförmigen Divertikel.

Die Berliner Sammlung enthält elf gut konservierte Exemplare dieser neuen Species.

**Fundnotiz:** Neuseeland, Westport. Nr. 3067 und 3068. Dr. B. FRIEDLÄNDER.

Die Länge der Tiere schwankt zwischen 90 und 140 mm; der Dickendurchmesser beträgt 3 mm und die Segmentzahl beläuft sich auf etwa 130.

Der Kopflappen teilt das erste Segment vollkommen; der Kopf ist also tanylobisch.

Die Färbung ist dorsal und am Gürtel bräunlich, sonst schmutzig graugrün.

Die acht Borsten stehen paarig; die Paare sind annähernd gleich weit von einander entfernt, jedoch ist das dorsale Intervall etwas größer als die übrigen. Die Stellung läßt sich durch folgende Formel ausdrücken:  $dd$  etwas  $> aa = bc$ . Die Borsten sind an ihrem freien Ende fein ornamentiert.

Rückenporen sind nur in den letzten (etwa 10) Segmenten vorhanden.

Die Nephridialporen beginnen mit dem 2. Segment; die vorderen 10 münden vor den dorsalen Borstenbündeln und zwar in den Borstenlinien *d* aus, erst vom 11. Segment ab münden sie abwechselnd in den Borstenlinien *a* und *d* aus. Indes kommt es auch hier und da vor, daß zwei hintereinander liegende Nephridialporen in derselben Borstenlinie liegen.

Der Gürtel (Fig. 1a) umfaßt die sieben Segmente 13—19 sattelförmig und reicht seitlich nur bis an die ventralen Borsten, so daß sich zwischen den letzteren eine ventrale drüsenlose Längsfurche hinzieht, die sich deutlich abhebt und, von der Seite gesehen, über die Drüsenschicht hervorragt. Auf den Segmenten 17, 18 und 19 wird die Furche jederseits durch einen schwach nach außen hin gebogenen drüsigen Längswulst begrenzt, der in den Borstenlinien *ab* liegt und die Samenrinnen enthält. An den Enden auf Segment 17 und 19 sind diese Wülste kreisförmig abgerundet und zeigen hier die Geschlechtsborsten und Prostataöffnungen, welche durch eine Samenrinne jederseits verbunden sind. In der Mitte, also auf Segment 18, liegen in den Samenrinnen die zwei männlichen Öffnungen. Die zwei weiblichen Poren sind als punktförmige Grübchen vor den ventralen Borsten des 14. Segments zu erkennen.

In der Richtung der Samenrinnen finden sich bei einem Exemplar auf dem 15. Segment zwei, die hintere Hälfte des Segments einnehmende drüsige Wülste. Weiterhin fand ich auch auf der ventralen Fläche des 8. Segments ein drüsiges, annähernd rechteckiges Feld, das die hintere Hälfte des Segments einnimmt und auch die ventralen Borstenbündel trägt. Bei einem andern Exemplar fand ich zwei gleiche drüsige Querwülste auf der hinteren Hälfte des 15. und 16. Segments mit den ventralen Borstenbündeln, während andre Tiere nur ein oder zwei Geschlechtspapillen in dieser Gegend besitzen oder auch auf 20 und 21 eine oder zwei ventrale Papillen tragen. Wiederum bei andern Exemplaren sind gar keine Geschlechtspapillen entwickelt.

Zwei Paar Samentaschenöffnungen liegen in den Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9 und zwar in den ventralen Borstenlinien.

### Innere Organisation.

Von den Dissepimenten sind die zwischen 8/9 bis 13/14 wenig verdickt.

Ein langgestreckter, zylindrischer Muskelmagen liegt in den Segmenten 6 und 7; er wird hinten vom Dissepiment 7/8 begrenzt,

während über seine Mitte Dissepiment 6/7 hinwegzieht. Der Oesophagus zeigt in den vier Segmenten 13 bis 16 dunkelbraune Erweiterungen, wodurch er an diesen Stellen kuglig erscheint; die Wand zeigt im Innern eine reiche Faltenbildung und wird von zahlreichen Blutgefäßen durchzogen. In den Falten konnte ich durch Salzsäure das Vorhandensein von kohlensaurem Kalk nachweisen; es sind also kleine Kalkdrüsen. Der Mitteldarm beginnt mit dem 18. Segment und entbehrt der Typhlosolis.

Das Rückengefäß, das bei den übrigen Arten ganz oder doch teilweise doppelt ist, ist bei *M. Michaelsoni* seiner ganzen Länge nach einfach. Unter ihm liegt vorn auf dem Oesophagus das Supra-intestinalgefäß, von dem im 11., 12. und 13. Segment je ein dickes Lateralherz entspringt. Im 10., 9. und 8. Segment finden sich dünnere Gefäßschlingen, die vom Rückengefäß entspringen.

Vom 2. Segment ab besitzt jeder Ring ein paar große, schleifenförmige Segmentalorgane; die Tiere sind also meganephridisch.

Die männlichen Geschlechtsorgane bestehen aus zwei Paar Hoden, die von den Dissepimenten 9/10 und 10/11 in die Segmente 10 und 11 hineinragen, und zwei Paar freien Samentrichtern in denselben Segmenten, aber vor den Dissepimenten 10/11 und 11/12. Die beiden Samenleiter jeder Seite legen sich dicht aneinander und verlaufen in dieser Weise, ohne zu einem einzigen Kanal zu verschmelzen, bis zum 18. Segment, wo sie ausmünden. Von den Dissepimenten 10/11 und 11/12 ragen zwei Paar große, kompakte, dorsal über dem Darm zusammenstoßende Samensäcke nach hinten in die Segmente 11 und 12. In den Segmenten 17 und 19 liegen zwei Paar Prostata. Jede besteht aus einem schlauchförmigen, mehrfach und locker aufgewundenen Drüsenteil und einem etwas dünneren und nur  $\frac{1}{3}$  so langen, muskulösen Ausführungsgang; eine Copulationstasche ist nicht vorhanden. Aus jeder Prostataöffnung ragen zwei lange Penialborsten (Fig. 1c) hervor. Dieselben sind säbelförmig gekrümmt, am freien Ende löffelförmig ausgehöhlt und mit sehr zarten, dicht anliegenden Zähnchen besetzt, also ornamentiert. — Im 13. Segment sitzen am Dissepiment 12/13 zwei große Ovarien. Ihnen gegenüber befinden sich die Eileiter, die das 13./14. Dissepiment durchsetzen und im 14. Segment getrennt ausmünden. Zwei Paar Samentaschen liegen in den Segmenten 8 und 9. Der Hauptteil (Fig 1b) ist schlank birnförmig und geht allmählich in den Ausführungsgang über. Letzterer trägt unmittelbar vor seiner Ausmündung ein in dem vorhergehenden Segment gelegenes, beträchtlich kleineres Divertikel.

Haupttasche und Divertikel sind also durch das betreffende Dissepiment voneinander getrennt. Das Divertikel ist keulenförmig und zwar ist sein stärkerer Teil nach hinten umgebogen und zeigt auf seiner Oberfläche ein glänzend körniges Aussehen.

*Maoridrilus purus* nov. spec.

(Taf. XVII, Fig. 2 a, b.)

Diagnose. L. 130–140, D. 6–7 mm; Segmtz. 180. Farblos, Gürtel braun. Kopf tanylobisch. Borsten ornamentiert, paarig, dorsal und ventral; vor dem Gürtel Distanz  $cd$  etwas  $> ab$ ,  $aa = 2 - 2\frac{1}{2} ab$ ,  $dd > aa$ , hinter demselben  $cd = ab$ ,  $dd > bc > aa$ . 1. Rückenporus auf 13/14. Nephridialporen auf Segment 2–8 vor den Borsten  $b$ , auf 9 und 10 vor  $c$ , vom 11. Segment ab alternierend vor  $b$  und  $d$ . Gürtel sattelförmig, auf Segment 14–19 (= 6). Zwei Paar Samentaschenporen auf 7/8 und 8/9 zwischen den Borsten  $a$  und  $b$ . Drei Paar quere ovale Pubertätswülste auf den Segmenten 14–16, mit den ventralen Borsten. Dissepimente 6/7–15/16 verdickt, besonders 9/10–14/15. Muskelmagen im 6. Segment; große Kalkdrüsen im 14. und 15., kleine im 11.–13. und 16. Segment; Mitteldarm beginnt im 18. Segment, ohne Typhlosolis. Rückengefäß vorn doppelt, vom 16. oder 17. Segment ab einfach; vier Paar Lateralherzen im 10. bis 13. Segment. Zwei Paar Hoden und Samentrichter im 10. und 11., zwei Paar fein gekörnelte Samensäcke im 11. und 12. Segment; Prostaten schlauchförmig, geknäult. Penialborsten schwach S-förmig, nicht ornamentiert, distales Ende spatelförmig und gerade abgeschnitten. Ein Paar Ovarien und Eitrichter im 13. Segment. Samentaschen mit sackförmiger Ampulle, Ausführungsgang und einem sitzenden, kugligen Divertikel.

Fundnotiz: Port Hills, Lyttelton, Neuseeland, Südinsel.

Die Länge der vorliegenden Exemplare, die dem Göttinger Museum gehören, schwankt zwischen 130 und 140 mm bei einem Dicken-durchmesser von 6–7 mm; die Segmentzahl beträgt etwa 180.

Der Kopflappen teilt das erste Segment vollständig, der Kopf ist also tanylobisch.

Die acht Borsten stehen in zwei dorsalen und zwei ventralen Paaren, ihre freien Enden sind mit sehr feinen Zähnen besetzt. Vor dem Clitellum ist die Entfernung zwischen den Borsten des dorsalen Paares etwas größer als zwischen denjenigen des ventralen, während die Distanz zwischen den ventralen Paaren zwei- bis zwei-undeinhalbmal größer ist, als der Raum zwischen den beiden Borsten des ventralen Paares; das Intervall zwischen den dorsalen Bündeln ist größer als das zwischen den ventralen. Hinter dem Clitellum haben die Borsten der dorsalen Bündel die gleiche Entfernung wie die der ventralen; aber das dorsale Intervall ist größer als das laterale und dieses wieder größer als das ventrale. Die Stellung läßt sich durch folgende Formel ausdrücken: vor dem Clitellum  $cd$  etwas  $> ab$ ,  $aa = 2 - 2\frac{1}{2} ab$ ,  $dd > aa$ ; hinter dem Gürtel  $cd = ab$ ,  $dd > bc > aa$ .

Rückenporen sind vorhanden; den ersten erkannte ich in der Intersegmentalfurche 13/14.

Die Nephridialporen, die nur schwer erkennbar waren, liegen auf Segment 2 oder 3 bis 8 vor den Borsten *b*, auf Segment 9 und 10 vor den Borten *c* und von da ab abwechselnd vor den Borsten *b* und *d*, am Hinterende streckenweise jedoch nur vor den Borsten *d*.

Das Clitellum, das sich durch seine braune Farbe von dem im übrigen farblosen Körper deutlich abhebt, ist nicht stark entwickelt; es umfaßt die Segmente 14–19 (= 6) sattelförmig und reicht ventral bis an die Borsten *b*, die schon in der drüsenlosen ventralen Furche stehen; auch die hintere Hälfte des 13. Segments zeigt dorsal noch die Braunfärbung wie der übrige Gürtel. Die ventralen Borsten *ab* der Segmente 14, 15, 16 stehen auf querovalen, voneinander getrennten Wülsten, während auf dem 17. und 19. Segment in gleicher Richtung zwei kreisförmige schwach entwickelte Papillen mit den Prostataöffnungen und Geschlechtsborsten liegen. Eine schmale Samenrinne verbindet jederseits die Prostataöffnungen und verläuft auf dem 18. Segment zwischen den normalen Körperborsten *a* und *b*. In ihr liegt jederseits auf dem 18. Segment der männliche Porus. Die weiblichen Poren waren nicht zu sehen.

Zwei Paar Samentaschenporen liegen in den Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9 zwischen den Borstenlinien *a* und *b*, also in gleicher Richtung mit den Prostataöffnungen. Außer den drei Paar ventralen Querwülsten auf Segment 14 bis 16 waren eigentliche Geschlechtspapillen nicht zu erkennen.

### Innere Organisation.

Die Dissepimente 6/7 bis 15/16 sind verdickt, besonders stark 9/10 bis 14/15.

Zwischen den Dissepimenten 5/6 und 6/7, also im 6. Segment liegt ein kräftiger Muskelmagen. Der Oesophagus ist im 14. und 15. Segment zu zwei stark entwickelten Kalkdrüsen erweitert, die beim Öffnen des Tieres sofort ins Auge fallen; im Innern zeigen sie eine reiche Faltenbildung und ihre Wand wird von zahlreichen feinen Blutgefäßen durchzogen. Auch im 11., 12., 13. und 16. Segment ist der Oesophagus zu Kalkdrüsen erweitert, doch sind diese bei weitem nicht so stark entwickelt, wie die im 14. und 15. Segment, heben sich aber immerhin von dem übrigen Teil des Oesophagus deutlich ab. Es wird sich daher empfehlen, die einen als große, die andern als kleine Kalkdrüsen zu bezeichnen. Der Mittel-

darm beginnt mit dem 18. Segment. Eine Typhlosolis ist nicht vorhanden.

Das Rückengefäß ist bei einigen Exemplaren bis zum 17. Segment doppelt, vom 18. Segment ab, also von da ab, wo es auf dem Mitteldarm liegt, einfach. Bei einem andern Exemplar ist es bereits vom 17. Segment ab einfach. In den vordersten sechs Segmenten sind die beiden Längsstämme vollkommen voneinander getrennt, vom 7. bis 17. (bzw. 16.) Segment ab jedoch beim Durchtritt durch die Dissepimente vereinigt. Im 7., 8. und 9. Segment entspringen aus dem Rückengefäß dünne Gefäßschlingen, während die vier Paar stark verdickten Lateralherzen des 10., 11., 12. und 13. Segments von dem unter dem Rückengefäß verlaufenden Supraintestinalgefäß ausgehen.

In jedem Segment, mit Ausnahme der zwei oder drei vordersten, liegen zwei große Meganephridien, deren zum größten Teil abwechselnde Ausmündungsstellen leicht erkannt werden konnten, während die Poren selbst äußerlich nur schwer sichtbar sind.

Von den Geschlechtsorganen ragen zwei Paar ventral gelegene Hoden von den Dissepimenten 9/10 und 10/11 frei in die Segmente 10 und 11 hinein. Ihnen gegenüber liegen vor den Dissepimenten 10/11 und 11/12 die beiden Paar großen, freien Samentrichter, deren Samenleiter sich jederseits im 12. Segment miteinander vereinigen und dann als unpaare Kanäle bis zum 18. Segment verlaufen, wo sie in den von außen sichtbaren Samenrinnen ausmünden. Von den Dissepimenten 10/11 und 11/12 ragen nach hinten in die Segmente 11 und 12 zwei Paar große, aus kleinsten Teilstückchen bestehende und daher gekörnelt aussehende Samensäcke, die dorsal vom Darm aneinander stoßen. Die zwei Paar Prostaten sind in ihrer Ausdehnung auf die Segmente 17 und 19 beschränkt und liegen senkrecht zur Körperachse. Jede Prostata besteht aus einem vielfach aufgewundenen, schlauchförmigen Drüsenteil und einem kürzeren, geschlängelten Ausführungsgange. Die zu je zwei aus den Prostataöffnungen nur wenig hervorragenden, nicht sehr langen Penialborsten (Fig. 2 b) sind schwach S-förmig gebogen, nicht ornamentiert, aber an ihren freien zurückgebogenen Enden rinnen- oder spatelförmig ausgehöhlt, doch tritt die Mittelpartie nicht hervor, vielmehr ist der äußerste Rand gerade abgeschnitten. Ein Paar Ovarien ragt von Dissepiment 12/13 in das 13. Segment hinein. Ihnen gegenüber liegen zwei Eitrichter, deren Eileiter das 13./14. Dissepiment durchziehen und im 14. Segment ausmünden.



Im 8. und 9. Segment liegen zwei Paar Samentaschen (Fig. 2a). Jede besteht aus einer sackförmigen Ampulle und einem etwa halb so dicken und langen Ausführungsgange, der an seinem Ende ein abgeplattet-kugeliges, sitzendes Divertikel trägt, das etwas kürzer ist, als der Ausführungsgang der Ampulle und eine gekörnte, brombeerartige Oberfläche hat.

*Maoridrilus tetragonurus* Michlson.

(Taf. XVII, Fig. 3 a, b):

Diagnose. L. 160–280, D. 8–10 mm, Segmtz. 200. Dorsal grauviolett. Kopf tanylobisch. Borsten ornamentiert, vorn Distanz  $dd > bc > aa$ , hinten  $aa = bc = dd$ . Rückenporen am Hinterende vorhanden. Nephridialporen vorn in Borstenlinie  $cd$ , vom 11. Segment ab alternierend in  $b$  und  $cd$ . Gürtel sattelförmig auf Segment 12–20, 21 (= 9, 10). Zwei ♀ Poren auf 14. Zwei Paar Samentaschenporen auf 7/8 und 8/9 in den Borstenlinien  $a$ . Geschlechtspapillen fehlen. Dissepiment 7/8–16/17 verdickt, besonders 10/11–15/16. Muskelmagen im 7. Segment, kleine Kalkdrüsen in den vier Segmenten 14–17, Mitteldarm beginnt im 20. Segment, ohne Typhlosolis. Rückengefäß in ganzer Länge doppelt; vier Paar Lateralherzen im 10.–13. Segment. Zwei Paar Hoden und Samentrichter im 10. und 11. Segment, zwei Paar große feinkörnige Samensäcke im 11. und 12. und zwei Paar kleine kompakte im 9. und 10. Segment. Prostaten schlauchförmig, geknäuelt. Penialborsten 3 mm lang, distal stark gebogen, hohlmeißelförmig mit etwas vortretender Mittelpartie, ornamentiert. Ovarien und Eitrichter im 13. Segment. Samentaschen mit birn- oder sackförmiger Ampulle, kurzem Ausführungsgang und einem plumpen, kurz und dickgestielten Divertikel.

Diese große, von MICHAELSEN (2, S. 230) eingehend beschriebene Art stand mir in mehreren, der Berliner Sammlung angehörenden Exemplaren zur Verfügung. Trotz einiger Abweichungen halte ich dieselben für *M. tetragonurus*, erachte es aber für geboten, die wichtigsten von mir gemachten Befunde aufzuführen, zumal die vorliegenden Exemplare kleine Kalkdrüsen besitzen, die MICHAELSEN nicht erwähnt.

Fundnotiz: Neuseeland, Cook-Str., Stephans-Insel. 3430. THILENIUS.

Die Länge der Tiere schwankt zwischen 160 und 280 mm, der Dickendurchmesser beträgt 8–10 mm, die Zahl der Segmente etwa 200. Die Färbung ist dorsal grauviolett, hinten, ventral und am Gürtel heller.

Der Kopfappen teilt das 1. Segment vollkommen.

Die stark hervortretenden Borsten sind ornamentiert und stehen paarig. Vorn ist die Borstendistanz  $dd > cb > aa$ , so daß man zwei ventrale und zwei dorsolaterale Paare unterscheiden kann; hinten ist  $aa = bc = dd$ , das Hinterende erscheint daher vierkantig. Vor dem Clitellum stehen die Borsten  $ab$  etwas weiter voneinander als hinter dem Clitellum.

Rückenporen konnte ich nur an den letzten 30 Ringen bemerken.

Die Nephridialporen liegen in den 10 vorderen Segmenten in Borstenlinie *cd*, dann abwechselnd in den Borstenlinien *b* und *cd*, jedoch nicht immer regelmäßig.

Der Gürtel ist nicht stark erhaben und vorwiegend nur an seiner helleren Färbung kenntlich; er erstreckt sich über die Segmente 12—20 (= 9) und reicht ventral nur bis zu den Borsten *a*, so daß zwischen diesen eine drüsenlose Längsfurche vorhanden ist. In dieser liegen in den Borstenlinien *a* auf Segment 17 und 19 die Prostataöffnungen, die von niedrigen kreisförmigen Drüsenhöfen umgeben und jederseits durch eine nach der ventralen Mittellinie hin gebogene Samenrinne verbunden sind. In der letzteren befinden sich auf Segment 18 zwei männliche Öffnungen. Die beiden weiblichen Poren erkannte ich als winzige Grübchen auf Segment 14 dicht vor den Borstenpaaren *ab*.

Zwei Paar Samentaschenporen liegen auf den Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9 in den Borstenlinien *a*.

Geschlechtspapillen fehlen.

#### Innere Organisation.

Die Dissepimente 7/8 bis 16/17 sind verdickt und zwar besonders stark 10/11 bis 15/16.

Ein kräftiger Muskelmagen liegt zwischen Dissepiment 6/7 und 7/8, also im 7. Segment. In den Segmenten 13, 14, 15, 16 zeigt der Oesophagus segmentale Verdickungen, die jedoch nicht besonders stark hervortreten. Die Wand dieser Erweiterungen zeigt eine reiche Faltenbildung, und in diesen konnte ich durch Salzsäure das Vorhandensein von kohlensaurem Kalk nachweisen. Von MICHAELSEN werden diese kleinen Kalkdrüsen nicht erwähnt, vielleicht sind sie von ihm übersehen, was leicht möglich ist, da sie nicht sehr stark entwickelt sind und nicht so augenfällig hervortreten, wie es sonst bei Kalkdrüsen der Fall ist. Der Mitteldarm beginnt mit dem 20. Segment und besitzt keine Typhlosolis.

Das Rückengefäß ist seiner ganzen Länge nach doppelt; doch vereinigen sich die beiden Stämme an jeder Intersegmentalfurche. Die Lateralherzen in den Segmenten 10—13 entspringen vom Supraintestinalgefäß, die einfachen Gefäßschlingen im 9., 8. und 7. Segment dagegen vom Rückengefäß.

*Maoridrilus tetragonurus* ist meganephridisch.

Zwei Paar Hoden ragen von den Dissepimenten 9/10 und 10/11 in die Segmente 10 und 11 hinein; ihnen gegenüber liegen zwei Paar

freie, große Samentrichter. Es sind vier Paar Samensäcke vorhanden: zwei Paar sind groß und ragen von den Dissepimenten 10/11 und 11/12 nach hinten in die Segmente 11 und 12 hinein, die beiden andern Paare sind beträchtlich kleiner und ragen von den Dissepimenten 9/10 und 10/11 nach vorn in die Segmente 9 und 10. Während die größeren ein feinkörniges Aussehen besitzen, sind die kleineren kompakt und lassen eine weiße centrale Masse erkennen, an deren Peripherie kleine kuglige, braun gefärbte Aussackungen sitzen. Bemerkt sei noch, daß bei einem der beiden untersuchten Exemplare die kleinen Samensäcke des neunten Segments fehlten. Die zwei Paar Prostaten im 17. und 19. Segment bestehen aus einem vielfach aufgewickelten, schlauchförmigen Drüsenteile und einem kräftigen muskulösen Ausführungsgang, der kürzer ist als das Drüsenknäuel. Die Penialborsten (Fig. 3b) ragen weit hervor und sind etwa 3 mm lang; das äußere Ende ist stark gebogen und besitzt an seinem äußersten Teil eine nach der konvexen Seite gerichtete rinnenartige Aushöhlung, deren freier Rand in seiner Mittelpartie etwas hervorragt, wie bei einem Hohlmeißel mit wenig vorragender Mittelpartie. Außerdem ist dies äußere Ende mit quer aneinander gereihten kleinen Zähnchen besetzt, die indes nicht ganz so regelmäßig stehen, wie es die Fig. 3b angibt. Ein Paar große Ovarien ragt von dem Dissepiment 12/13 ins 13. Segment; ihnen gegenüber liegen die zwei Eitrichter mit den das Dissepiment 13/14 durchziehenden und im 14. Segment getrennt ausmündenden Eileitern. Zwei Paar Samentaschen (Fig. 3a) ragen von den Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9 in die Segmente 8 und 9. Sie bestehen aus einem sack- oder birnförmigen Hauptteile, dessen Wandung auf der Innenseite 4—6 ringförmig verlaufende Falten besitzt, die auch äußerlich erkennbar sind. Der kurze, dicke Ausführungsgang besitzt in seiner Mitte ein plumpes Divertikel, dessen Samenraum vielkammerig und dessen kurzer Ausführungsgang ebenfalls relativ dick ist.

### Übersicht über die Gattung *Maoridrilus*.

#### I. Samentaschen mit einem Divertikel.

A. Rückengefäß ist in seiner ganzen Länge einfach.

1) Borstendistanz  $dd$  etwas  $> aa = bc$ .

Clitellum von 13—19, sattelförmig.

Ventral auf 8, 15, 16, 20, 21 Geschlechtswülste oder Papillen.

Dissepiment 8/9—13/14 wenig verdickt.

Lateralherzen in 11, 12, 13.

Muskelmagen in 6 und 7.

Kleine Kalkdrüsen in 13—16.

Zwei Paar kompakte Samensäcke in 11 und 12.

Penialborsten säbelförmig, ornamentiert, freies Ende löffelförmig. **M. Michaelseni** nov. spec.

B. Rückengefäß ist ganz oder teilweise doppelt.

a. Muskelmagen nur ein Segment einnehmend.

2) Borstendistanz vorn:  $dd > bc > aa$ , hinten  $aa = bc = dd$ .

Clitellum von 12—20, 21, sattelförmig.

Dissepimente 7/8—16/17 verdickt.

Rückengefäß in ganzer Länge doppelt.

Lateralherzen in 10—13.

Muskelmagen im 7. Segment.

Kleine Kalkdrüsen in 14, 15, 16, 17.

Zwei Paar größere, traubige Samensäcke in 11 und 12.

Zwei Paar kleinere in 9 und 10.

Penialborsten ornamentiert, mit stark gebogenem, ausgehöhltem freien Ende.

**M. tetragonurus** Michlsn.

3) Borstendistanzen annähernd gleich, also  $aa = bc = dd$ .

Clitellum 14—19, sattelförmig.

Dissepimente 8/9—12/13 verdickt.

Rückengefäß bis zum 6. Segment einfach, vom 7. ab doppelt.

Lateralherzen in 10—13.

Muskelmagen im 6. Segment.

Kalkdrüsen (wahrscheinlich kleine) in 14, 15, 16.

Zwei Paar gelappte Samensäcke in 11 und 12.

Penialborsten vorhanden.

**M. uliginosus** (Hutton).

4) Borstendistanz  $dc > ab$ .

Clitellum 12—19, sattelförmig.

Rückengefäß bis zum 14. Segment einfach, dann doppelt.

Letzte Herzen im 13. Segment.

Muskelmagen nicht sehr deutlich, im 6. Segment.  
Kalkdrüsen im 14. und 15. Segment.

Zwei Paar Samensäcke im 11. und 12. Segment.  
Penialborsten ornamentiert, mit breiter meißel-  
förmiger Spitze. **M. plumbeus** (Bedd.)

- 5) Borstendistanz  $dd = bc$ , vor dem Clit.  $bc > ab$ ,  
hinter dem Clit.  $bc = ab$ .

Clitellum 14.—19. Segment (= 6), sattelförmig.

Querovale Pubertätswülste auf 14—16 mit den  
ventralen Borsten.

Dissepimente 6/7—15/16 verdickt.

Rückengefäß bis zum Mitteldarm (17. od. 18. Seg-  
ment) doppelt, dann einfach.

Lateralherzen in 10—13.

Muskelmagen im 6. Segment.

Große Kalkdrüsen in 14 und 15 und kleine in  
11, 12, 13 und 16.

Zwei Paar traubige Samensäcke in 11 und 12.

Penialborsten schwach S-förmig, am freien Ende  
rinnenförmig, nicht ornamentiert.

**M. purus** nov. spec.

b. Muskelmagen zwei Segmente einnehmend.

- 6) Borsten paarig, hinten  $aa = bc = dd$ .

Clitellum 14—19, auf 14—16 ringförmig, auf 17  
bis 19 sattelförmig.

Dissepimente 10/11—14/15 verdickt.

Rückengefäß doppelt.

Muskelmagen im 6. und 7. Segment.

Kalkdrüsen im 14. und 15. Segment.

Zwei Paar Samensäcke im 11. u. 12. Segment.

Penialborsten leicht gebogen, mit zurückgebogener  
Spitze. **M. Rosae** (Bedd.)

- 7) Borsten in ventralen und lateralen Paaren.

Clitellum 14—19, auf 14 und 15 ringförmig, auf  
16—19 sattelförmig.

Dissepimente 7/8—16/17 verdickt.

Rückengefäß doppelt.

Muskelmagen im 6. und 7. Segment.

Kleine Kalkdrüsen im 13.—16. Segment.

Zwei Paar traubige Samensäcke im 11. und 12. Segment.

Penialborsten nicht ornamentiert.

**M. novae-zelandiae** (Bedd.)

## II. Samentaschen mit mehreren Divertikeln.

### 8) Borsten in ventralen und lateralen Paaren.

Clitellum 14—19, auf 14—16 ringförmig, auf 17 bis 19 sattelförmig.

Ventrale Pubertätstuberkeln auf 8 oder 10.

Dissepimente 8/9—13/14 verdickt.

Rückengefäß einfach.

Muskelmagen im 6. Segment.

Große Kalkdrüsen im 15. und 16. Segment, kleine im 14. Segment.

Zwei Paar traubige Samensäcke im 11. und 12. Segment.

Penialborsten nicht ornamentiert.

**M. dissimilis** (Bedd.)

### 9) Borstendistanz $aa = bc = dd$ .

Clitellum 13—19, sattelförmig.

Rückengefäß einfach.

Muskelmagen rudimentär, im 5. Segment.

Kleine Kalkdrüsen im 14. und 15. Segment.

Vier Paar Samensäcke im 9.—12. Segment.

Penialborsten distal mit zwei flügelartigen Säumen, in zwei Spitzen auslaufend, nicht ornamentiert.

**M. Smithi** (Bedd.).

### 10) Borsten paarig.

Clitellum 13—19 (?).

Dissepimente 7/8—16/17 verdickt.

Rückengefäß einfach.

Muskelmagen im 6. und 7. Segment.

Große Kalkdrüsen im 15. und 16. Segment, kleine im 14. Segment.

Zwei Paar Samensäcke im 11. und 12. Segment.

Penialborsten S-förmig, stumpfspitzig, nicht ornamentiert.

**M. Parkeri** (Bedd.).

*Microscolex minutus* (Bedd.).Syn. *Rhododrilus minutus* Bedd.

Diagnose. L. 65, D. 1,5—2 mm, Segmtz. 100. Farblos, Gürtel bräunlich. Kopf epilobisch. Borsten getrennt, Distanz  $dd > aa = bc = cd > ab$ . Rückenporen hinter dem Gürtel vorhanden. Nephridialporen in Borstenlinie *b*. Gürtel sattelförmig auf Segment 14—17 (= 4). Zwei ♀ Poren auf 14. Geschlechtspapillen auf dem 10. und 18. Segment. Dissepimente 6,7—11/12 verdickt. Muskelmagen im 5. Segment, Kalkdrüsen fehlen, Mitteldarm beginnt im 16. Segment. Rückengefäß einfach, drei Paar Lateralherzen im 10.—12. Segment. Zwei Paar Hoden und Samentrichter im 10. und 11., zwei Paar feinkörnige Samensäcke im 11. und 12. Segment. Zwei schlauchförmige Prostaten in den acht Segmenten 17—24. Penialborsten sehr lang (7 mm), dünn und elastisch, wenig gebogen, distal S-förmig und spatelförmig, in zwei Spitzen endigend, ornamentiert. Ovarien und Eitrichter im 13. Segment. Vier Paar Samentaschen in den Segmenten 6—9, Ampulle birnförmig, Ausführungsgang kurz und mit schlauchförmigem, langem Divertikel.

Dieser BEDDARDSchen Art möchte ich ein Exemplar zurechnen, das freilich einige Abweichungen von BEDDARDS Beschreibung zeigt, doch scheinen mir diese nicht hinreichend zur Aufstellung einer neuen Species.

Fundnotiz: Port Hills, Lyttelton, Neuseeland, Süd-Insel.

Das schlanke, dünne Exemplar zählt bei einer Länge von 65 mm und einem Dickendurchmesser von  $1\frac{1}{2}$ —2 mm etwa 100 Segmente. Von dem farblosen Körper hebt sich das Clitellum durch seine bräunliche Färbung deutlich ab.

Der Kopflappen teilt das erste Segment etwa zu  $\frac{1}{3}$ ; der Kopf ist also epilobisch.

Die acht Borsten sind mehr oder weniger weit auseinander gerückt. Am Vorderkörper sind die Borsten des dorsalen Paares weiter voneinander entfernt, als diejenigen des ventralen Paares. Am Hinterende sind diese Entfernungen fast gleich, jedoch auch hier beim dorsalen wenig größer als beim ventralen Paare. Das dorsale Intervall zwischen den Borsten *d* ist größer als das ventrale zwischen den Borsten *a*. Letzteres ist gleich dem lateralen Zwischenraum der Borsten *b* und *c* und gleich der Entfernung der Borsten *c* und *d*. Also:  $dd > aa = bc = cd > ab$ . Auf dem Gürtel sind ventral die Borstenpaare *ab* zu erkennen.

Rückenporen sind vorhanden, sie sind hinter dem Gürtel sichtbar.

Die Nephridialporen liegen in zwei Längsreihen und zwar in den Borstenlinien *b*.

Der Gürtel umfaßt die Segmente 14—17 (= 4) sattelförmig; er reicht ventral bis zu den Borsten *b*, ohne hier jedoch eine scharfe Abgrenzung erkennen zu lassen. Auf dem 17. Segment liegen in den Borstenlinien *b* zwei kreisrunde Papillen mit mehreren winzigen kleinen Poren, von denen je einer jedenfalls die Prostataöffnung ist; ob mit oder neben diesen die Samenleiter ausmünden, habe ich nicht sicher feststellen können, denn möglicherweise dienen die andern Öffnungen zum Durchtritt der sehr langen Penialborsten. Die beiden weiblichen Poren sind als winzige Grübchen vor den Borsten *a* des 14. Segments zu erkennen.

Die Samentaschenporen sind nicht zu sehen, sie liegen aber jedenfalls in den Intersegmentalfurchen 5/6, 6/7, 7/8, 8/9.

Geschlechtspapillen sind vorhanden und zwar fand ich zwei kreisrunde Warzen auf Segment 18 in den Borstenlinien *a*, also etwas nach innen von den auf Segment 17 liegenden Papillen. In gleicher Richtung mit der Borstenlinie *a* liegt eine unpaare, runde Papille linksseitig auf Segment 10.

#### Innere Organisation.

Die Dissepimente 6/7 bis 11/12 sind verdickt.

Ein kräftiger Muskelmagen liegt vor dem dünnen Dissepiment 5/6 im 5. Segment. Der Oesophagus ist überall gleichmäßig dick, besitzt also keine Kalkdrüsen oder diesen ähnliche Erweiterungen und reicht bis zum 15. Segment. Im 16. Segment beginnt dann der Mitteldarm, der eine kleine Typhlosolis besitzt.

Das Rückengefäß ist einfach. Drei Paar Lateralherzen entspringen im 10., 11. und 12. Segment aus dem Supraintestinalgefäß, während die dünnen Gefäßschlingen der vorhergehenden Segmente vom Rückengefäß abzweigen.

In jedem Segment liegen zwei zierliche Meganephridien.

Von den männlichen Geschlechtsorganen ragen zwei Paar freie Hoden von den Dissepimenten 9/10 und 10/11 in die Segmente 10 und 11, ihnen gegenüber liegen vor den Septen 10/11 und 11/12 zwei Paar freie Samentrichter, deren Samenleiter jederseits sich im 12. Segment zu einem unpaaren Kanal vereinigen, der bis zum 17. Segment zu verfolgen ist. Hier scheint er gemeinsam mit dem Ausführungsgange der Prostata auszumünden oder doch wenigstens unmittelbar neben ihm. Leider konnte ich, da nur ein Exemplar zur Verfügung stand, diese Verhältnisse nicht durch Schnitte feststellen. Zwei Paar aus zahlreichen kleinen Teilstücken bestehende,



traubige Samensäcke ragen von den Dissepimenten 10/11 und 11/12 in die Segmente 11 und 12 und stoßen dorsal vom Darm dicht aneinander. Zwei einfach schlauchförmige, parallel mit dem Bauchmark verlaufende Prostaten durchziehen die acht Segmente 17—24; sie münden durch einen kurzen und dünnen, fast senkrecht zur Längsachse des Drüsenteils gerichteten Ausführungsgang im 17. Segment nach außen. Dicht an sie angelegt verläuft am Drüsenteil ein ebenso langer Penialborstensack, der an seinem Hinterende festgeheftet ist und je eine Penialborste und Ersatzborste umschließt. Die Penialborste ist 7 mm lang, sehr dünn und elastisch; sie ist wenig gebogen, ihr freies Ende aber ist S-förmig, flach spatelförmig ausgehöhlt, in zwei Spitzen auslaufend und mit sehr feinen Zähnchen besetzt, also ornamentiert. — Ein Paar Ovarien ragt vom Dissepiment 12/13 ins 13. Segment. Die gegenüberliegenden Eileiter münden im 14. Segment getrennt nach außen. — Vier Paar Samentaschen liegen in den Segmenten 6—9. Jede besteht aus einem birnförmigen Hauptteil mit kurzem, verdünntem Ausführungsgang, an dessen Basis ein dünnes, schlauchförmiges Divertikel von doppelter Länge der Haupttasche sitzt.

*Holoscolex Reichei* nov. gen. nov. spec.

(Taf. XVII, Fig. 9).

Diagnose der Gattung. Borsten zu acht an einem Segment. Nephridialporen jederseits in einer Längslinie. Männliche und Prostataporen gemeinsam am 18. Segment. Ein Paar Samentaschenporen. Muskelmagen vor den Hodensegmenten. Oesophagus ohne Kalkdrüsen. Meganephridisch. Ein Paar Hoden und Samentrichter im 10. Segment; Samensäcke im 9. und 11. Segment. Prostaten mit schlauchförmigem Drüsenteil. Penialborsten vorhanden.

Diagnose der Art. L. 230 (?), D. 4 mm, Segmtz. 150. Schmutziggelb, dorsal dunkelbraun. Kopf tanylobisch. Borsten ornamentiert, vor dem Gürtel Distanz  $ab < cd < aa < bc$ ,  $dd = \frac{1}{3} - \frac{1}{2}u$ , hinter dem Gürtel  $ab$  fast  $= cd$  etwas  $< aa = bc$ ,  $dd = \frac{1}{2}u$ ; auf dem Gürtel sind  $a$  und  $b$  genähert; auf dem 4.—8. Segment sind die ventralen Borsten vergrößert. 1. Rückenporus 19/20 oder 20/21. Nephridialporen in den Borstenlinien  $b$ . Gürtel sattelförmig auf Segment 13—17 (= 5). Zwei ♀ Poren auf 14. Ein Paar Samentaschenporen auf 7/8 in Borstenlinien  $b$ . Dissepimente 7/8—11/12 verdickt. Muskelmagen im 5. und 6. Segment, Kalkdrüsen fehlen, Mitteldarm beginnt im 16. Segment. Rückengefäß einfach, vier Paar Lateralherzen im 10.—13. Segment. Ein Paar Hoden und Samentrichter im 10. und ein Paar Ovarien und Eitrichter im 13. Segment (?), ein Paar große traubige Samensäcke im 11. und ein Paar kleinere im 9. Segment. Prostaten mit einem schlauchförmigen, aufgewickelten Drüsenteil und kurzen Ausführungsgang. Penialborsten lang ( $3\frac{1}{2}$  mm), stark gebogen, distal löffelförmig ausgehöhlt, ornamentiert. Samentaschen mit kugliger Ampulle und einem winklig gebogenen Ausführungsgang, der ein kleines Divertikel trägt.

Fundnotiz: Vaal-Fluß (Grenze von Transvaal und Orange-Freistaat). C. REICHE 1894.

Die dem Göttinger Museum gehörenden Tiere sind stark erweicht und erscheinen infolge dieses Zustandes länger, als sie wahrscheinlich in Wirklichkeit sind; sie haben eine Länge von 230 mm und einen Dickendurchmesser von 4 mm. Ihre Segmentzahl beträgt etwa 150. Dorsal sind sie dunkelbraun gefärbt, ventral schmutzig-gelblich; das Clitellum erscheint gelbbraun.

Der Kopf flappen treibt einen dorsalen Fortsatz bis an die erste Intersegmentalfurche, der Kopf ist also tanylobisch.

Die acht fein ornamentierten Borsten stehen in zwei ventralen und zwei lateralen weiten Paaren. Vor dem Gürtel stehen die ventralen Borsten *a* und *b* etwas dichter zusammen als die dorsalen *c* und *d*; letztere sind wenig weiter voneinander getrennt als die Borsten *a* unter sich, während diese ventralmediane Borstendistanz wiederum etwas kleiner ist als die laterale zwischen den Borsten *b* und *c*. Das dorsalmediane Intervall beträgt etwa  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  des Umfanges. Also:  $ab < cd < aa < bc$ ,  $dd = \frac{1}{3} - \frac{1}{2} u$ . Hinter dem Gürtel ist die Distanz  $ab$  fast  $= cd$  etwas  $< aa = bc$ ,  $dd = \frac{1}{2} u$ . Auf dem Gürtel, der sämtliche Borsten besitzt, ist die ventralmediane Borstendistanz ( $aa$ ) etwas weiter, dafür sind aber die Borsten *a* und *b* etwas näher aneinander gerückt. An den Körperenden sind die Borsten vergrößert und zwar besonders die ventralen Borsten *a* und *b* des 4.—8. Segments.

Rückenporen sind vorhanden und zwar beginnen sie hinter dem Clitellum in der Intersegmentalfurche 19/20 oder 20/21.

Nephridialporen sind äußerlich nicht zu erkennen, doch konnte ich bei der Untersuchung der inneren Organisation feststellen, daß sie in den Borstenlinien *b* liegen.

Der Gürtel umfaßt die Segmente 13—17 (= 5) sattelförmig; er reicht ventral bis unmittelbar an die Borsten *b*, doch stehen diese wie auch die Borsten *a* auf einem ventralmedianen drüsenlosen Streifen. Auf dem 14. Segment liegen unmittelbar vor den Borsten *a* zwei ♀ Poren. Auf dem 17. Segment sind keine Poren zu erkennen, dagegen liegen auf dem 18. Segment, also unmittelbar hinter dem Gürtel, in den hier verengten Borstenlinien *ab* jederseits dicht nebeneinander drei winzig kleine, kreisförmige Papillen, von denen jede einen centralen punktförmigen Porus zeigt. Die beiden der ventralen Mittellinie zu liegenden Öffnungen jeder Seite dienen zum

Durchtritt der langen Penialborsten, während der etwas lateral gelegene dritte Porus die Prostataöffnung und gleichzeitig der männliche Porus ist.

Ein Paar Samentaschenporen liegt auf der Intersegmentalfurche 7/8 in oder wenig lateral von den Borstenlinien *b*. Sie sind von schmalen drüsigen Höfen umgeben.

### Innere Organisation.

Die Dissepimente 7/8 bis 11/12 sind verdickt.

Ein gestreckter Muskelmagen durchzieht die Segmente 5 und 6, er liegt vor dem Dissepiment 6/7, das Dissepiment 5/6 zieht über seine Mitte hinweg. Der Oesophagus ist einfach, Kalkdrüsen fehlen. Der Mitteldarm beginnt mit dem 16. Segment.

Das Rückengefäß ist seiner ganzen Länge nach einfach. Vier Paar starke Lateralherzen entspringen im 10.—13. Segment aus dem Supraintestinalgefäß, während die dünnen Gefäßschlingen der vorhergehenden Segmente vom Rückengefäß abzweigen.

In jedem Segment liegen je zwei kleine Meganephridien, die in den Borstenlinien *b* nach außen münden.

Von den Geschlechtsorganen waren Hoden und Ovarien nicht zu finden, wohl infolge Maceration; doch ist an ihrer normalen Lage im 10. und 13. Segment nicht zu zweifeln, da ich im 10. Segment vor Dissepiment 10/11 ein Paar freie Samentrichter und im 13. Segment ein Paar das Dissepiment 13/14 durchziehende Eitrichter mit Eileiter fand. Auch der Verlauf des Samenleiters konnte nicht festgestellt werden. Da ich weder am Drüsenteil noch dem Ausführungsgang der Prostata irgend eine Spur finden konnte, so nehme ich an, daß er gemeinsam mit den Prostaten im 18. Segment ausmündet. Vom Dissepiment 9/10 ragt ein Paar kleinere traubige Samensäcke nach vorn in das Segment 9 und von 10/11 ein Paar größere, gleichfalls traubige Samensäcke nach hinten in das 11. Segment hinein. Die Prostaten durchziehen jederseits die Segmente 18—20. Jede besteht aus einem in vielfachen Windungen zusammengelegten, schlauchförmigen Drüsenteil und einem kurzen, S-förmig gebogenen, in seiner Mitte erweiterten Ausführungsgang, der im 18. Segment ausmündet. Den Prostaten in ihrer ganzen Länge dicht angelegt findet man je zwei lange Penialborsten. Dieselben sind  $3\frac{1}{2}$  mm lang, stark bogenförmig gekrümmt, nach ihrem freien Ende zu verjüngt. Letzteres ist etwas zurückgebogen und löffelförmig ausgehöhlt. Sie sind nicht ornamentiert, zeigen aber

eine deutliche Ringelung. Im 8. Segment liegen zwei Samentaschen (Fig. 9). Die Ampulle ist fast kugelig, ihr scharf abgesetzter, etwas längerer Ausführungsgang ist winklig gebogen; an dieser knieförmigen Biegung sitzt ein auf seiner Oberfläche gekörnt aussehendes Divertikel, das beträchtlich kleiner ist als die Ampulle.

Die vorliegende Art stimmt in vieler Beziehung mit der ebenfalls aus Südafrika (Kaffernland) stammenden *Yagansia Kinbergi* Michlsn. überein und ich war daher im Zweifel, ob ich sie dieser Species nicht zurechnen sollte. Nun münden aber nach MICHAELSEN (3, S. 443) bei *Y. Kinbergi* die Prostaten am 17. Segment nach außen, während bei den von mir untersuchten fünf Exemplaren die Prostataporen zweifellos am 18. Segment liegen. Auch die Lage des Muskelmagens im 5. und 6. Segment und die Form der Samentaschen stimmt mit den Angaben MICHAELSENS nicht überein, so daß auf Grund dieser Unterschiede die oben beschriebenen Tiere als neue Species anzusehen sind. Ich habe mich aber nicht allein mit Aufstellung einer neuen Species begnügt, sondern es für richtig gehalten, eine neue Gattungsbezeichnung einzuführen und zwar wegen der konstanten Lage der Prostataöffnungen auf dem 18. Segment, mit denen sehr wahrscheinlich die Samenleiter ausmünden. Möglicherweise haben wir auch *Y. Kinbergi* zu dieser neuen Gattung zu rechnen. MICHAELSEN erwähnt nämlich in der Einleitung zu seiner Arbeit über die Revision des KINBERGSchen Materials (3, S. 414), daß KINBERG bei seiner Untersuchung der Oligochäten zwecks Feststellung der Borstenanordnung die Tiere durch mehrere Querschnitte zu zerlegen pflegte. Es ist also nicht ausgeschlossen, daß auf diese Weise dem einzigen, in zwei Stücke zerbrochenen Original, das MICHAELSEN untersuchen konnte, ein Segment fehlt, und daß die Prostataöffnungen nicht auf dem 17., sondern wie bei den vorliegenden Exemplaren auf dem 18. Segment liegen. Wenn diese Vermutung sich bestätigen sollte, so würde mit der Abtrennung der Species *Kinbergi* von der Gattung *Yagansia* auch in bezug auf die geographische Verbreitung dieses Genus eine bessere Übereinstimmung mit der Systematik erzielt werden; denn mit Ausnahme von *Y. Kinbergi* kommt diese Gattung in zwölf Arten nur im südlichen Südamerika vor.

## 2. Subfam. Megascolecinae.

### *Notoscolex reptans* nov. spec.

Diagnose. L. 100, D. 5 mm, Segmtz. 100. Farblos (?). Kopf epilobisch. Borsten ornamentiert, getrennt, Distanz  $cd = bc = 1\frac{1}{2} ab$ , vorn  $dd > aa = bc$ , hinten  $dd = aa = bc$ . Rückenporen vorhanden. Gürtel ringförmig an 14–17

(= 4. Zwei ♂ Poren in Borstenlinie *a*. Eine kleine ovale Geschlechtspapille auf 18/19. Zwei Paar Samentaschenöffnungen auf 7/8 und 8/9 in den Borstenlinien *a*. Dissepimente 7/8—14/15 verdickt. Muskelmagen im 6. Segment, kleine Kalkdrüsen in 10—14 (= 5), Mitteldarm beginnt im 16. Segment, ohne Typhlosolis. Rückengefäß einfach, drei Paar Lateralherzen in 10—12. Zwei Paar Hoden und Samentrichter im 10. und 11., vier Paar kompakte Samensäcke im 9.—12. Segment. Prostaten mit schlauchförmigem Drüsenteil im 18.—23. Segment und dünnem, kurzem Ausführungsgang. Penialborsten fehlen. Ovarien und Eitrichter im 13. Segment, Samentaschen mit birnförmiger Ampulle, scharf abgesetztem Ausführungsgang und einem einfachen, keulenförmigen Divertikel.

Die Berliner Sammlung besitzt zwei Exemplare mit der Fundnotiz: Oropibusch bei Tauranga. THILENIUS-Sammlung. F. 1665.

Die in Sublimat getöteten farblosen Tiere haben eine Länge von 100 mm, einen Dickendurchmesser von 5 mm und etwa 100 Segmente.

Der Kopflappen teilt das 1. Segment etwa  $\frac{1}{3}$ , der Kopf ist epilobisch.

Die Borsten sind ornamentiert und stehen zu acht an einem Segment und zwar in acht weit getrennten Reihen. Die Borsten der dorsalen Paare sind etwa  $1\frac{1}{2}$  mal so weit voneinander entfernt, als die der ventralen Paare. Der laterale Zwischenraum zwischen den dorsalen und ventralen Paaren ist gleich dem ventralen Intervall und ebenso groß wie die Entfernung zwischen den Borsten jedes dorsalen Paares. Vorn ist die dorsale Distanz größer als die ventrale, hinten sind beide dagegen einander gleich. Es ist also:  $cd = bc = 1\frac{1}{2} ab$ , vorn  $dd > aa = bc$ , hinten  $dd = aa = bc$ .

Rückenporen sind als sehr kleine Öffnungen hinter dem Gürtel sichtbar.

Der Gürtel umfaßt die Segmente 14—17 (= 4) ringförmig. Zwei männliche Poren liegen auf zwei kleinen Papillen an Stelle der Borsten *a* des 18. Segments. Die weiblichen Öffnungen sind nicht zu erkennen. Eine einzige kleine, ovale Geschlechtspapille liegt ventral-median in der Intersegmentalfurche 18/19.

Zwei Paar Samentaschenöffnungen liegen in den Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9 vor den Borsten *a*. Dieselben sind äußerlich nicht zu erkennen, doch habe ich die Lage der Ausmündungen der Samentaschen nach dem Öffnen der Tiere von innen aus mit Nadeln festgestellt.

#### Innere Organisation.

Die Dissepimente 7/8 bis 14/15 sind verdickt.

Der Muskelmagen ist auf das 6. Segment beschränkt, er liegt

zwischen Dissepiment 5/6 und 6/7. In den 5 Segmenten 10—14 ist der Oesophagus erweitert und zeigt hier stärkere, blutgefäßreiche Faltenbildung im Innern; ich halte diese Anschwellungen für kleine Kalkdrüsen. Der Mitteldarm beginnt mit dem 16. Segment und entbehrt der Typhlosolis.

Das Rückengefäß ist seiner ganzen Länge nach einfach. Im 8. und 9. Segment entspringen von ihm dünne Gefäßschlingen und zwar im 9. Segment zwei Paar, von denen das eine ventral vom Oesophagus zieht, während das andre lateral nach vorn verläuft. Drei Paar kräftige Lateralherzen liegen in den Segmenten 10—12, sie entspringen vom Supraintestinalgefäß.

Bezüglich der Excretionsorgane sind die Tiere in allen Segmenten plektonephridisch.

Die Geschlechtsorgane zeigen folgende Anordnung. Von den Dissepimenten 9/10 und 10/11 ragen zwei Paar Hoden frei in die Segmente 10 und 11. Ihnen gegenüber liegen in denselben Segmenten vor den Dissepimenten 10/11 und 11/12 zwei Paar freie Samentrichter, deren Samenleiter sich im 12. Segment vereinigen. Von den vier Paar kompakten Samensäcken ragt das kleinste von Dissepiment 9/10 nach vorn in Segment 9, während die übrigen von den Dissepimenten 9/10, 10/11 und 11/12 nach hinten in die Segmente 10, 11 und 12 gerichtet sind. Die Samensäcke des 12. Segments sind kleiner als die des 11. und 10., aber größer als die des 9. Segments. Zwei schlauchförmige Prostataadrüsen reichen vom 18. bis zum 23. Segment und liegen dem Bauchmark dicht an. Ihre Ausführungsgänge sind dünn und kurz. Penialborsten fehlen, wie überhaupt die Borsten *a* des 18. Segments. Ins 13. Segment ragt vom Dissepiment 12/13 ein Paar Ovarien, denen die Eitrichter gegenüberliegen. Zwei Paar Samentaschen befinden sich im 8. und 9. Segment. Jede besteht aus einem birnförmigen Hauptteil mit einem etwas kürzeren, dünneren und scharf abgesetzten Ausführungsgang, der in seiner Mitte ein kleines, einfaches, keulenförmiges Divertikel trägt.

*Notoscolex unipapillatus* nov. spec.

(Taf. XVII, Fig. 4 a, b.)

Diagnose. L. 40, D. 3 mm., Segmtz. 80. Farblos. Kopf epilobisch. Borsten getrennt, vorn  $cd =$  oder wenig  $> bc = 1\frac{1}{2}ab$ ,  $dd > cd$ ,  $aa > ab$  aber etwas  $< bc$ , hinten  $cd = 2ab$  und  $> bc$ ,  $aa = ab$ . Rückenporen vorhanden. Gürtel ringförmig an 14—17 (= 4). Zwei ♀ Poren auf 14. Zwei ♂ Poren in den Borstenlinien *a*. Eine große quer-ovale Pubertätsgrube auf 18. Zwei Paar Samentaschenporen auf 7/8 und 8/9 in Borstenlinie *a*. Dissepimente 8/9—14/15 wenig

verdickt. Muskelmagen im 5. Segment, kleine Kalkdrüsen in 9–13 (= 5), Mitteldarm beginnt im 16. Segment, ohne Typhlosolis. Rückengefäß einfach, drei Paar Lateralherzen in 10–12. Zwei Paar Hoden und Samentrichter, sowie zwei Paar Samensäcke im 10. und 11. und ein Paar sehr kleine Samensäcke im 12. Segment. Prostaten mit schlauchförmigem Drüsenteil im 16.–18. Segment und dünnem Ausführungsgange. Penialborsten fehlen. Ovarien und Eitrichter in 13. Samentaschen mit länglich-ovaler Ampulle, dünnem Ausführungsgang und kleinem, birnförmigem Divertikel.

Fundnotiz: *Oropibusch* bei Tauranga. THILENIUS-Sammlung. Eing. 17. 4. 99. F. 1666.

Die dem Berliner Museum gehörenden Tiere haben eine Länge von 40 mm und einen Dickendurchmesser von 3 mm, bestehen aus etwa 80 Segmenten und sind farblos.

Der Kopflappen teilt das 1. Segment nur wenig, der Kopf ist also epilobisch.

Die Borsten stehen in acht getrennten Reihen. Am Vorder- und Mittelkörper ist die Distanz der Borsten der dorsalen Paare gleich der lateralen zwischen den Borsten *b* und *c* oder doch nur wenig größer. Beide sind aber  $1\frac{1}{2}$ mal so groß wie die Entfernungen der Borsten jedes ventralen Paares unter sich, dagegen kleiner als die Distanz zwischen den dorsalen Paaren. Das ventral gelegene Intervall ist größer als das zwischen den Borsten *a* und *b*, aber etwas kleiner als das laterale zwischen den Borsten *b* und *c*. Am Hinterende ist die Distanz zwischen den Borsten eines dorsalen Paares doppelt so groß als diejenige zwischen den Borsten eines ventralen Paares und auch größer als das laterale Intervall; die Distanz zwischen den ventralen Paaren ist hier gleich der der Borsten jedes dieser Paare. Die Borstenlinie *d* ist nirgends unregelmäßig. Mithin: vorn  $cd =$  oder wenig  $> bc = 1\frac{1}{2} ab$ ,  $dd > cd$ ,  $aa > ab$  aber etwas  $< bc$ ; hinten  $cd = 2 ab$  und  $> bc$ ,  $aa = ab$ .

Rückenporen habe ich hinter dem Gürtel erkannt.

Der Gürtel (Fig. 4a) umfaßt die Segmente 14–17 (= 4) ringförmig. Auf ihm liegen am 14. Segment, vor den Borsten *a* die beiden weiblichen Poren. Hinter dem Gürtel auf dem 18. Segment befindet sich eine Geschlechtspapille in Form einer quer-ovalen, von einem schmalen, drüsigen Wulst umgebenen Grube, die sich ventral-median zwischen den Borstenlinien *a* ausdehnt und auf deren Rande an Stelle der Borsten *a* die beiden kleinen männlichen Poren zu erkennen waren.

Zwei Paar Samentaschenporen liegen in den Borstenlinien *a* der Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9.

### Innere Organisation.

Die Dissepimente 8/9 bis 14/15 sind wenig verdickt.

Ein mittelgroßer Muskelmagen liegt vor Dissepiment 5/6 im 5. Segment. In den fünf Segmenten 9 bis 13 zeigt der Oesophagus Erweiterungen, die sich durch ihre blutgefäßreiche Faltenbildung des Epithels als kleine Kalkdrüsen erweisen. Der Mitteldarm beginnt im 16. Segment und besitzt keine Typhlosolis.

Das Rückengefäß ist seiner ganzen Länge nach einfach. Im 8. und 9. Segment entspringen von ihm dünne Gefäßschlingen, während die drei Paar kräftigen Lateralherzen im 10., 11. und 12. Segment ihren Ursprung im Supraintestinalgefäß haben.

In jedem Segment liegt eine größere Anzahl kleiner Nephridien; die Tiere sind also rein plektonephridisch.

Von den Dissepimenten 9/10 und 10/11 ragen zwei Paar Hoden frei in die Segmente 10 und 11; ihnen gegenüber liegen vor den Septen 10/11 und 11/12 zwei Paar freie Samentrichter, deren Samenleiter sich im 12. Segment vereinigen. Zwei Paar große Samensäcke liegen in den Segmenten 10 und 11, also in denselben Segmenten, in denen die Hoden und Samentrichter liegen. Ein Paar kleine, rudimentäre (?) Samensäcke ragt von Dissepiment 11/12 in das 12. Segment. Die Prostaten bestehen aus einem einfach schlauchförmigen Drüsenteil, der parallel mit dem Bauchmark verläuft und die Segmente 16—18 durchzieht, und einem etwa  $\frac{1}{3}$  so langen und dünnen Ausführungsgang, der rechtwinklig gebogen ist und unmittelbar an der lateralen Seite eines quer-ovalen, ventral-medianen Drüsenpolsters, das dem von außen auf Segment 18 liegenden Geschlechtspolster entspricht, ausmündet. Penialborsten fehlen. Die beiden Ovarien sitzen am 12./13. Dissepiment, ihnen gegenüber liegen die Eitrichter, deren Eileiter in Segment 14 getrennt ausmünden und zwar wie die Samenleiter in den Borstenlinien *a*. Im 8. und 9. Segment findet man zwei Paar Samentaschen. Jede (Fig. 4b) besteht aus einem länglich-ovalen Hauptteil mit kurzem, dünnem, nicht scharf abgesetztem Ausführungsgang, der in seiner Mitte ein kleines birnförmiges Divertikel trägt.

Von den bisher bekannten 26 Arten der Gattung *Notoscolex* sind 14 in Australien, 7 auf Ceylon, 3 in Tasmanien und je 1 in Nordamerika und Neuseeland gefunden. Dazu kommen nun noch für Neuseeland diese beiden neuen Arten, welche den aus Australien bekannten FLETCHERSchen Species *N. saccarius* und *mudgeanus* nahe



stehen, sich jedoch von ihnen in einzelnen Punkten unterscheiden. Anderseits ist es nicht ausgeschlossen, daß eine der beiden Arten, und zwar wahrscheinlich *N. unipapillatus* mit *N. orthostichon* (Schmarda) identisch ist. Ich habe jedoch die Aufstellung einer neuen Art vorgezogen, da die Beschreibung der SCHMARDASchen Art trotz der Revision durch BEDDARD (1, S. 130) zur sicheren Erkennung nicht hinreicht.

***Diporochaeta terraereginae* (Fletch.)**

(Taf. XVII, Fig. 5 a, b).

Diagnose. L. 190—300 (?), D. 15—18 oder 20 mm, Segmtz. 170. Dorsal rotbraun, ventral farblos. Borstenketten dorsal und ventral unterbrochen, Distanz  $xx = 3aa$ ,  $aa = 5-6ab$ ,  $yx > ab$ , Borstenzahl 60. Erster Rückenporus 5/6. Nephridialporen unregelmäßig, meist in den Borstenlinien 4—10, seltener 16 und 20. Gürtel auf 14—20 (= 7), auf 14—17 ringförmig, auf 18—20 sattelförmig. (nach FLETCHER 13, 14—21, 22). Zwei ♀ Poren auf 14. Zwei ♂ Poren auf Papillen des 18. Segments in Borstenlinien *b*. Vier Paar Samentaschenporen auf 4/5—7/8 in Borstenlinie *b*. Dissepimente 5,6—7/8 dünn, 8,9 etwas und 9/10—15/16 stark verdickt. Muskelmagen im 5. Segment, Kalkdrüsen fehlen, Mitteldarm beginnt im 18. Segment. Rückengefäß einfach, vier Paar Lateralherzen in 10—13. Drei Paar Samensäcke im 8., 9. und 12. Segment. Prostaten mit schlauchförmigem Drüsenteil im 18. Segment und kurzem Ausführungsgang. Samentaschen mit ovaler Ampulle, ohne scharf abgesetzten Ausführungsgang, mit kleinem, keulenförmigem Divertikel.

Diese große, plumpe Art steht mir in einem dem Berliner Museum gehörenden Exemplar zur Verfügung. Fundnotiz: Queensland. 3113. W. SCHLÜTER.

Das dorsal rotbraune, ventral farblose Tier, dessen Gürtel sich durch seine gelb-braune Färbung deutlich abhebt, mißt in der Länge 300 mm, in der Dicke 20 mm und zählt etwa 170 Segmente. Das Hinterende fehlt, jedoch scheinen, dem ganzen Habitus nach zu urteilen, nur wenige Segmente abgerissen zu sein. FLETCHER gibt die Länge auf 190 und die Dicke auf 15—18 mm an, wobei es sich um ein Tier im zusammengezogenen Zustande handelt. Das mir vorliegende Exemplar ist jedoch weich und stark ausgedehnt und daraus erklärt sich hinreichend, daß es länger und dicker ist, als es bei anderer Konservierung sein würde.

Die Form des Kopfes war nicht zu erkennen.

Die Borsten, die am ersten Segment schwer zu erkennen sind, stehen zu 60 Stück an einem Ring in dorsal sehr weit und ventral weniger weit unterbrochenen Ketten. Der dorsale Zwischenraum ist etwa dreimal so groß, wie der ventrale und dieser fünf- bis sechsmal größer als der Raum zwischen den ventralen Borsten der Kette. Die Distanzen zwischen den dorsalen Borsten der Kette sind größer

als diejenigen zwischen den ventralen. Mithin:  $zz = 3aa$ ,  $aa = 5-6ab$ ,  $yz > ab$  (bis  $2ab$ ). Die Borsten  $a$  stehen in einer ziemlich regelmäßigen Längsreihe, die Borsten  $z$  stehen nicht so regelmäßig.

Den ersten Rückenporus fand ich in der Intersegmentalfurche 5/6.

Die Nephridialporen liegen sehr unregelmäßig, vorwiegend in der 4. bis 10. Borstenlinie von der ventralen Mittellinie ab gerechnet, aber auch weiter lateral hinauf in den Borstenlinien 16 und 20.

Der Gürtel (Fig 5a) hebt sich durch seine gelblichere Färbung deutlich ab; seine Drüsenschicht ist nur schwach entwickelt. Er erstreckt sich über die Segmente 14—20 (= 7). Auf den Segmenten 14—17 ist er ringförmig geschlossen, doch fehlt die Drüsenschicht ventral vor den Borsten des 14. Segments. An der hinteren Grenze dieses queren, drüsenlosen Streifens liegen die beiden, von einem hellen Drüsenhofe umschlossenen weiblichen Öffnungen. Auf den Segmenten 18, 19, 20 ist der Gürtel ventral durch eine breite, drüsenlose Furche unterbrochen, an deren Grenzen die Drüsenschicht nach der ventralen Medianlinie hin bogenförmig gekrümmt ist. In dieser Zone liegen auf dem 18. Segment in den Borstenlinien  $b$  die beiden von Drüsenhöfen, die miteinander durch einen queren flachen Wulst verbunden sind, umgebenen männlichen Poren. Sonstige Geschlechtspapillen fehlen.

In den Borstenlinien  $b$  sieht man 4 Paar ventral gelegene Samentaschenporen in den Intersegmentalfurchen 4/5, 5/6, 6/7, 7/8.

### Innere Organisation.

Die Dissepimente 5/6 bis 7/8 sind dünn, das Dissepiment 8/9 ist etwas dicker und die Septen 9/10 bis 15/16 sind sehr stark verdickt.

Ein kräftiger Muskelmagen liegt vor dem Dissepiment 5/6 und ist in seiner Ausdehnung auf das 5. Segment beschränkt. Der Oesophagus erstreckt sich vom 6. bis 17. Segment; im 6., 7. und 17. Segment ist er dünn schlauchförmig, in den übrigen Segmenten (8—16) ist er segmental erweitert, indes zeigen diese Erweiterungen keine blutgefäßreiche Faltenbildung, sondern die Wand des Oesophagus ist auch hier dünn und normal gebaut. Es fehlen also Kalkdrüsen oder diesen ähnliche Bildungen. Der Mitteldarm, welcher sich scharf von dem im 17. Segment dünnen Oesophagus absetzt, beginnt mit dem 18. Segment.

Das Rückengefäß ist seiner ganzen Länge nach einfach; im 8. und 9. Segment entspringen von ihm dünne Gefäßschlingen, während 4 Paar kräftige Lateralherzen von dem unter dem Rückengefäß liegenden Supraintestinalgefäß im 10.—13. Segment ihren Ursprung nehmen.

In jedem Segment liegen ventral und lateral vom Darmkanal zwei große Meganephridien, deren Ausführungskanäle in verschiedener Höhe ausmünden.

Von den Geschlechtsorganen waren Hoden und Samenrichter, Ovarien und Eileiter nicht zu finden, dagegen waren 3 Paar nicht sehr große, etwas gelappte Samensäcke zu erkennen. Zwei Paar sitzen an den Dissepimenten 8/9 und 9/10 und ragen in die Segmente 8 und 9 hinein; das 3. Paar befindet sich am Dissepiment 11/12 und ist nach hinten in das 12. Segment gerichtet. Die beiden Prostaten, welche in ihrer Ausdehnung auf das 18. Segment beschränkt sind, bestehen aus einem im Segment quer liegenden schlauchförmigen, wenig gewundenen Drüsenteil und einem sehr kurzen, dünnen Ausführungsgang. Vier Paar Samentaschen liegen im 5.—8. Segment. Jede (Fig. 5b) besteht aus einer großen ovalen Ampulle, die allmählich in den kurzen Ausführungsgang übergeht; letzterer trägt kurz vor seiner Ausmündung ein kleines keulenförmiges Divertikel.

Die FLETCHERSche Beschreibung von *D. terraereginae* berücksichtigt nur die äußeren Merkmale. Mit diesen stimmt die oben beschriebene Art so gut überein, daß an der Identität der von mir untersuchten Species mit derjenigen FLETCHERS nicht gezweifelt werden kann.

#### *Pheretima recta* (Rosa).

Diagnose. L. 90—110, D. 3—4 mm, Segmtz. 100—110. Gleichmäßig grau oder dorsal rötlich bis braun und ventral farblos. Kopf epilopisch. Erster Rückenporus 11/12, 12/13 oder 13/14. Borstenketten dorsal und ventral kurz unterbrochen, 44/VIII, 56/IX, 63/XVII. Gürtel ringförmig, 14—16 (= 3), mit oder ohne Borsten. Ein ♀ Porus auf 14. ♂ Poren in den neunten Borstenlinien, von drüsigen Höfen umgeben. Letzteren liegen drei oder vier Paar Pubertätspapillen dicht an; dazu noch unpaarige, ventralmediane Papillen auf Segment 9, 10 und 17—21. Zwei Paar Samentaschenporen auf 7/8 und 8/9 in den sechsten Borstenlinien. Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, 5/6—7/8 und 10/11—13/14 schwach verdickt. Im 26. Segment ein Paar einfache oder ventral wenig gekerbte Blindsäcke. Drei Paar Lateralherzen im 11.—13. Segment. Zwei Paar Hoden und Samenrichter in getrennten Testikelblasen im 10. und 11. Segment, von denen die hinteren bis an Dissepiment 10/11 reichen. Zwei Paar kompakte Samensäcke in 11 und 12, zuweilen noch zwei Paar rudimentäre in 13 und 14.

Drüsenteil der Prostaten abgerundet viereckig bis kreisförmig. Copulations-taschen fehlen. Zwei Paar Ovarien und Eitrichter frei im 13. Segment. Samentaschen mit herz- oder sackförmiger Ampulle, gleichlangem Ausführungsgang und schlauchförmigem Divertikel mit Endblase; Divertikel kürzer oder länger als die Haupttasche.

Fundnotizen: Tonga-Inseln, Ninafoön. Nr. 3222. Dr. B. FRIEDLÄNDER. Marschall-Inseln. Jaluit. Stabsarzt Dr. STEIN-BACH.

Die gleichmäßig grauen oder dorsal rötlich bis braun gefärbten, ventral farblosen Tiere haben eine Länge von 90 bis 110 mm, einen Dickendurchmesser von 3 bis 4 mm und bestehen aus 100 bis 110 Segmenten.

Der Kopflappen reicht fast bis zur Mitte des 1. Segments, der Kopf ist also epilobisch.

Den ersten Rückenporus fand ich in der Intersegmentalfurche 11/12, 12/13 oder 13/14.

Die Borstenketten sind dorsal und ventral kurz unterbrochen ( $x\bar{x} = aa = 2ab$ ). Ich zählte 44/VIII, 56/IX, 63/XVII.

Der Gürtel umfaßt die Segmente 14 bis 16 (= 3) ringförmig und hebt sich durch seine braune Farbe deutlich ab. Bei dieser Art konnte ich erkennen, daß das Fehlen oder Vorkommen von Borsten auf dem Gürtel auch zu den schwankenden Merkmalen gehört; denn bei den Tieren mit stark entwickeltem Gürtel fehlen die Borsten entweder vollkommen oder sind nur teilweise vorhanden und sehr klein; jedoch heben sich im letzteren Falle die Borstenlinien auf den Gürtelsegmenten durch ihre helle Farbe deutlich ab. Bei andern Exemplaren mit schwach entwickeltem Gürtel sind die Borsten ventral auf allen drei Segmenten oder doch einem, gewöhnlich dem letzten deutlich sichtbar. Bei einem Exemplar war der Gürtel überhaupt nicht entwickelt, es fehlten auch Geschlechtspapillen, und doch war das Tier vollkommen geschlechtsreif. Vielleicht hat ein solcher Ausnahmefall auch GOTO und HATAI vorgelegen als sie die gürtellose *Ph. acincta* untersuchten. Eine unpaare, von einem Drüsenhof umgebene weibliche Öffnung liegt ventral-median auf dem 14. Segment. Zwei männliche Poren liegen in der 9. Borstenlinie des 18. Segments und sind von drüsigen kreisrunden bis elliptischen oder abgerundet-dreieckigen Höfen umgeben. Vor und hinter den kreisförmigen Höfen sitzt je ein Paar kleinere Papillen, von denen die vorderen entweder noch auf Segment 18 oder auf der Intersegmentalfurche 17/18 liegen; dazu kann sich noch eine halbkreis-

förmige Papille gesellen, die sich dicht an die hinteren Ränder der kreisförmigen Höfe mit den ♂ Poren anlegen und zwischen den zwei hinteren Papillen des 18. Segments liegen. Sind die Drüsenhöfe abgerundet-dreieckig, so sind sie von drei kleinen Papillen umgeben, die als Ausbuchtungen der drei Ecken erscheinen; von der äußeren in der Borstenlinie liegenden Papille zieht ein Ausläufer des Drüsenhofes bogenförmig und sich verjüngend nach der medianwärts und dicht hinter der Borstenzone liegenden Papille. Zu diesen je vier oder drei Papillen kommen noch einzelne unpaarige etwas größere Papillen und zwar ventral-median je eine vor den Borstenzonen der Segmente 9, 10 und 17 bis 21 (= 5), jedoch sind dieselben nicht immer in voller Zahl vorhanden. Bei einem Exemplar lag außerdem eine Papille linksseitig auf der Intersegmentalfurche 19/20 in der Linie des männlichen Porus.

Zwei Paar Samentaschenporen findet man in den Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9 in den sechsten Borstenlinien.

### Innere Organisation.

Die Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, 5/6 bis 7/8 und 10/11 bis 13/14 sind etwas verdickt, wenn auch nicht sehr stark.

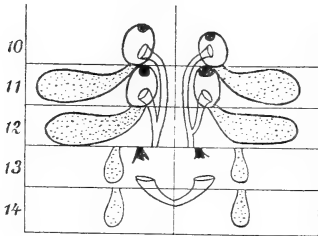
Der Muskelmagen ist langgestreckt und nimmt fast den ganzen Raum zwischen den Dissepimenten 7/8 und 10/11 ein. Der Oesophagus ist in den Segmenten 12 und 13 oder 13 und 14 erweitert, zeigt hier reiche Faltenbildung mit Blutgefäßen. Kalkspatkristalle konnten jedoch nicht nachgewiesen werden. Der Magendarm beginnt mit dem 15. Segment und trägt im 26. (oder 25.?) Segment ein Paar einfache oder ventral wenig gekerbte Blindsäcke.

Das Rückengefäß ist einfach; aus ihm entspringen im 7. bis 10. Segment je zwei dünne Gefäßschlingen, während die kräftigen Lateralherzen des 11., 12. und 13. Segments aus dem Suprainestinalgefäß ihren Ursprung nehmen.

Die Tiere sind plektonephridisch.

Von den Geschlechtsorganen (Textfig. 1) liegen zwei Paar Hoden und Samentrichter in voneinander getrennten Testikelblasen des 10. und 11. Segments. Die Testikelblasen des 11. Segments ragen bis an das Dissepiment 10/11, an dem innerhalb der Blasen die Hoden sitzen. Nach hinten setzen sich an die Testikelblasen zwei Paar den Darm seitlich umfassende, mit Anhangsblasen versehene kompakte Samensäcke; zu diesen kommen zuweilen noch zwei Paare bedeutend kleinere, rudimentäre Samensäcke, die von

den Dissepimenten 12/13 und 13/14 nach hinten frei in die Segmente 13 und 14 ragen. Die aus den ventralen Flächen der Testikelblasen entspringenden Samenleiter vereinigen sich jederseits im 12. Segment zu einem unpaaren Kanale, der im 18. Segment in den Ausführungsgang der Prostata an dessen



Textfig. 1.

Austrittsstelle aus dem Drüsenteil mündet. Der teilweise kleine Drüsenteil ist abgerundet viereckig bis kreisförmig, durch vom Rande ausgehende und radial verlaufende Furchen gelappt und besitzt einen fast geraden, spindelförmigen Ausführungsgang. Copulationstaschen sind nicht vorhanden. Die beiden Ovarien ragen frei vom Dissepiment 12/13 ins 13. Segment hinein; ihnen gegenüber liegen zwei Eitrichter, deren Eileiter im 14. Segment gemeinsam ausmünden. Jede der zwei Paar, in den Segmenten 8 und 9 liegenden Samentaschen besteht aus einer herz- oder sackförmigen Ampulle und einem ebenso langen, scharf abgesetzten Ausführungsgange, in dessen Mitte etwa ein Divertikel einmündet, das schlauchförmig ist und terminal einen kleinen, kugligen Samenraum hat oder aus einem geraden, dickeren proximalen Teil mit terminaler Blase und einem dünneren, geschlängelten Kanal besteht. Das Divertikel ist kürzer oder länger als die Haupttasche oder ebenso lang wie diese.

Ich habe die vorstehend geschilderten Regenwürmer als *Ph. recta* (Rosa) bezeichnet, da sie mit diesen am besten übereinstimmen, besonders auch in der Anordnung der Testikelblasen. BEDDARD vereinigt diese Art mit seiner *Ph. upoluensis*. Ich verkenne nicht, daß beide Arten sehr viele Merkmale gemeinsam haben, ich halte es aber für nötig, sie vorläufig voneinander getrennt zu lassen; denn nach BEDDARD sind bei *Ph. upoluensis* die Testikelblasen einer Seite miteinander und den Samensäcken verwachsen. Sollte sich bei einer Revision des BEDDARDSchen Materials herausstellen, daß auch bei diesen Tieren die Testikelblasen getrennt sind, so würde die Bezeichnung *Ph. recta* durch *Ph. upoluensis* zu ersetzen sein.

***Pheretima Morrisi* (Bedd.).**

Diagnose. L. 80—170, D. 3—4 mm. Segmtz. 90. Grau, Gürtel braun. Kopf epilobisch. Borstenketten teilweise dorsal und ventral kurz unterbrochen, 50/V, 42 VI, 58 XVII. Erster Rückenporus 10, 11. Gürtel ringförmig auf 14—16

(= 3) oder  $\frac{4}{5}14 - \frac{4}{5}16$ , ventral mit Borsten. 1 ♀ Pore auf 14. ♂ Poren auf hohen, warzenförmigen Papillen, dazwischen 14 Borsten. Zwei Paar Samentaschenporen auf 5/6 und 6/7 in der zehnten Borstenlinie. Geschlechtspapillen: eine bis drei auf, eine vor und hinter und eine bis zwei vor und median von den Warzen mit den ♂ Poren, ein Paar vorn auf 19, null bis drei auf 7, je eine ventral mediane auf 5—7. Dissepiment 8/9 und 9/10 fehlen. Im 26. Segment zwei laterale Blindsäcke mit gekerbten Rändern. Drei Paar Lateralherzen in 11—13. Zwei Paar Hoden und Samentrichter in getrennten Testikelblasen im 10. und 11. Segment, die hinteren Blasen reichen bis an Dissepiment 10/11. Drüsenteil der Prostata rechteckig, Segment 18—20, 22 durchziehend. Copulationsaschen fehlen. Ovarien und Eitrichter frei, im 13. Segment. Samentaschen mit ei- oder sackförmiger oder kugliger Ampulle, gleich langem oder längerem Ausführungsgange und schlauchförmigem Divertikel mit Endblase. Divertikel kürzer oder länger als die Haupttasche, gerade gestreckt oder geschlängelt.

Die Berliner Sammlung besitzt von dieser Art eine größere Anzahl gut konservierter Exemplare mit der Fundnotiz: Sandwich-Inseln, Oahu, Honolulu. Dr. B. FRIEDLÄNDER. 2992. 2995.

Die grauen Tiere, deren Gürtel rotbraun oder braun gefärbt ist, haben eine Länge von 80—170 mm und einen Dickendurchmesser von 3—4 mm; die Segmentzahl beträgt etwa 90.

Der Kopflappen teilt das 1. Segment bis zur Mitte, der Kopf ist also epilobisch.

Die Borsten sind am Vorderkörper nicht vergrößert; sie stehen in dichten Ketten. Hinter dem Gürtel haben die ventralen Borsten  $a$  einen doppelt so großen Abstand als die übrigen, also  $aa = 2ab$ . Auch dorsal ist die mediane Distanz an manchen, nicht allen Segmenten so groß wie die ventrale, also  $zz = aa$ . Ich zählte 50/V, 42/VI, 58/XVII.

Der erste Rückenpore lag bei zehn Exemplaren in der Intersegmentalfurche 10/11.

Der Gürtel umfaßt die Segmente 14 bis 16 (= 3) oder er ist auf dem vorderen bzw. hinteren Fünftel des Segments 14 bzw. 16 nicht entwickelt, so daß er sich in diesen Fällen über  $\frac{4}{5}14$  bis  $\frac{4}{5}16$  erstreckt. Ventral trägt er auf allen Segmenten oder auf dem vorderen und hinteren oder auch nur auf dem letzten Segment mehr oder weniger deutlich Borsten. Eine unpaare, von einem hellen Hof umgebene, weibliche Öffnung liegt ventral-median auf dem 14. Segment. Die beiden männlichen Poren liegen auf hohen, warzenförmigen Papillen des 18. Segments; dazwischen stehen 14 Borsten. Bei allen Exemplaren fand ich lateral zwei Paar Samentaschenporen in den Segmentalfurchen 5/6 und 6/7 und zwar in der 10. Borstenlinie jederseits. In der Nachbarschaft der männlichen Poren

und Samentaschenöffnungen finden sich paarige und unpaare Geschlechtspapillen. Ich beobachtete die folgenden Fälle. Auf den Spitzen der warzenförmigen Papillen des 18. Segments fand ich eine oder zwei, meist drei sehr kleine Papillen; jedoch können dieselben auch fehlen; je eine Papille liegt vor und hinter, je eine oder zwei vor und median von den Warzen auf 18. Selten ist ein Paar vorn auf dem 19. Segment vorhanden. Auf dem 7. Segment liegen vor den Borsten drei Papillen, zwei davon in den Linien der Samentaschenporen und eine ventral-median; oder es ist von ihnen nur eine entwickelt oder keine. Sehr häufig findet sich je eine ventral-mediane Papille vorn auf Segment 6 und 7 oder 5, 6 und 7. Meist ist mindestens eine von diesen Papillen vorhanden, selten fehlen sie ganz. Stets liegen diese vorderen Papillen vor den Borsten.

### Innere Organisation.

Von den Dissepimenten fehlen 8/9 und 9/10, während 5/6 bis 7/8 und 10/11 bis 13/14 verdickt sind.

Der Muskelmagen liegt zwischen den Dissepimenten 7/8 und 9/10, füllt jedoch nicht den ganzen Raum von 3 Segmenten aus, sondern ist in seiner Erstreckung auf die Segmente 8 und 9 beschränkt. Der Magendarm beginnt mit dem 15. Segment und besitzt im 26. Segment zwei laterale Blindsäcke, die nur am ventralen oder am dorsalen und ventralen Rande mehr oder weniger regelmäßig gekerbt sind.

Das Rückengefäß ist in seiner ganzen Länge einfach und entsendet im 7.—10. Segment je ein Paar dünne Gefäßschlingen. Die vom Supraintestinalgefäß entspringenden drei Paar Lateralherzen liegen in den Segmenten 11 bis 13.

Die Tiere sind plektonephridisch.

Von den Geschlechtsorganen (vgl. Textfig. 1) liegen zwei Paar in große Testikelblasen eingeschlossene Hoden und Samentrichter im 10. und 11. Segment. Die Testikelblasen sind voneinander getrennt; diejenigen des 11. Segments reichen nach vorn bis ans Dissepiment 10/11, wo die Hoden befestigt sind. Zwei Paar große Samensäcke in den Segmenten 11 und 12 stehen mit den Testikelblasen in Verbindung. Die auf der ventralen Fläche der Testikelblasen entspringenden Samenleiter vereinigen sich jederseits im 12. Segment zu einem einzigen Kanal, der im 18. Segment da in den einfach S-förmig gebogenen Ausführungsgang der Prostata-drüse eintritt, wo dieser aus dem Drüsenteil entspringt. Die Drüse



ist länglich-rechteckig und erstreckt sich durch die Segmente 18 bis 20 oder 22. Copulationstaschen fehlen. Ein Paar Ovarien ragt frei in das Segment 13 hinein, ihnen gegenüber liegt vor dem Dissepiment 13/14 ein Paar Eitrichter, deren Eileiter im 14. Segment gemeinsam ausmünden. Zwei Paar Samentaschen liegen in den Segmenten 6 und 7. Jede besteht aus einer länglich eiförmigen, sackförmigen oder kugligen Ampulle, die an ihrer Oberfläche ein brombeerartiges Aussehen haben kann, und einem ebenso langen oder längeren, dünnen Ausführungsgange. Letzterer trägt an seiner Ausmündungsstelle ein schlauchförmiges Divertikel, dessen hintere Hälfte als Samenraum etwas breiter ist als die vordere. Das ganze Divertikel ist entweder kürzer oder länger als die Ampulle mit dem Ausführungsgange und entweder gerade gestreckt oder geschlängelt.

In seiner Arbeit: »On some Species of the Genus *Perichaeta*« beschreibt BEDDARD (2, S. 166 und 167) die beiden Arten *P. Morrisi* und *barbadensis*, die in den meisten Punkten übereinstimmen, daher zu vereinigen und jetzt als *Ph. Morrisi* (Bedd.) zu bezeichnen sind.

Mit dieser halte ich weiterhin nach MICHAELSEN für identisch *Ph. pallida* (Michlson.), *Ph. amazonica* (Rosa), *Ph. Sancti-Jacobi* (Bedd.), *Ph. cupulifera* Fedarb.

BEDDARD (3, S. 645) stellt alle diese Arten zu *Ph. hawayana* (Rosa). Das ist aber nicht angängig, denn bei *Ph. Morrisi* sind die Testikelblasen voneinander getrennt und zwei Paar Samentaschen vorhanden, während bei *Ph. hawayana* die Testikelblasen eines Segments median verwachsen sind und stets drei Paar Samentaschen vorkommen. In seiner Beschreibung der *P. barbadensis* gibt BEDDARD (2, S. 169) an, daß er auch Formen mit drei Paar Samentaschen in den Segmenten 6, 7 und 8 gefunden habe, fügt aber selbst hinzu: »It may be that I am wrong in associating all these individuals together under one specific name.« Ich nehme diesen Zweifel als berechtigt an und glaube, daß die Exemplare mit drei Paar Samentaschen als *Ph. hawayana* (Rosa) und die mit zwei Paar als *Ph. Morrisi* (Bedd.) zu bezeichnen sind.

*Pheretima Hahli* nov. spec.

Diagnose. L. 130–150, D. 5 mm, Segmtz. 100. Farblos oder schmutzig gelbbraun. Kopf epilobisch. Borsten auf Segment 3–9 vergrößert, auf 3,4–6,7 dorsal fehlend, 23/IV, 14/V, 19/VI, 40/VIII, 48/X, XIII, XVII. Erster Rückenporus auf 11/12. Gürtel gelb bis dunkelbraun, ringförmig, 14–16 (= 3), borstenlos. Ein ♀ Porus auf 14. ♂ Poren in den siebenten Borstenlinien von quer-ovalen Wülsten umschlossen, zwischen diesen acht Borsten. Ein Paar Samentaschenporen auf 7,8,

dazwischen sechs bis acht Borsten. Geschlechtspapillen fehlen. Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, 5/6 und 6/7 sehr stark verdickt, 7/8 dünn, 10/11—12/13 stark, 13/14 etwas verdickt. Im 26. Segment zwei laterale Blindsäcke, ventral mit stummelförmigen Aussackungen. Vier Paar Lateralherzen in 10—13. Zwei Paar Hoden und Samentrichter in getrennten Testikelblasen im 10. und 11., zwei Paar feinkörnige Samensäcke mit Anhangsblasen im 11. und 12. Segment. Drüsen-  
 teil der Prostata zweiteilig, durch dünnen Kanal verbunden. Copulationstaschen dreiteilig, Segment 17—19 einnehmend, mittlerer Teil seitlich sehr stark verlängert, fingerförmig. Ovarien und Eitrichter frei im 13. Segment. Samentaschen mit kugliger Ampulle, S-förmigem Ausführungsgang und einem schlauchförmigen Divertikel mit Endblase. Das Divertikel ist fast so lang wie der Ausführungsgang der Ampulle.

Zu dieser neuen Art rechne ich die in der Nähe von Ralum auf Neu-Pommern gesammelten Regenwürmer, die mir von Herrn Dr. HAHN zugesandt wurden. Ein anderer Teil ist Eigentum des Berliner Museums und trägt die Fundnotiz: Ralum; unter Holzstücken im Quertal. 2978. 30. 7. 96. Prof. DAHL.

Die farblosen oder schmutzig gelbbraun gefärbten Tiere erreichen eine Länge von 130—150 mm, einen Dickendurchmesser von 5 mm und zählen etwa 100 Segmente.

Der Kopflappen teilt das erste Segment zu  $\frac{1}{3}$ ; der Kopf ist also epilobisch.

Die Borsten sind ornamentiert und auf den vorderen (3.—9.) Segmenten vergrößert, während sie auf einigen dieser Segmente (3,4—6,7) dorsal fehlen, so daß die Borstenketten unterbrochen sind. Ich zählte 23/IV, 14/V, 19/VI, 40/VIII, 48/X, XIII, XVII.

Der erste Rückenporus liegt auf der Intersegmentalfurche 11/12, wie ich an einem Cuticulapräparate feststellen konnte.

Der Gürtel, der sich durch seine gelb- bis dunkelbraune Färbung deutlich abhebt, umfaßt die Segmente 14—16 (= 3) ringförmig und trägt keine Borsten. Eine unpaare weibliche Öffnung liegt ventral auf dem Vorderrande des 14. Segments und ist von einem helleren Hofe ringförmig umgeben. Auf dem 18. Segment liegen in der 7. Borstenlinie jederseits ventral zwei von querovalen Wülsten umschlossene, schlitzförmige männliche Poren. Zwischen den Wülsten, die durch ihre hellgelbe Färbung stärker hervortreten, zählte ich auf Segment 18 nur acht Borsten. Ein Paar augenförmige Samentaschenporen in der Richtung der ♂ Poren, also ventral auf der Intersegmentalfurche 7/8 sind durch sechs bis acht Borsten voneinander getrennt. Geschlechtspapillen fehlen.

### Innere Organisation.

Von den Dissepimenten sind 5/6 und 6/7 sehr stark verdickt, 7/8 dünn, 8/9 und 9/10 fehlen, 10/11 bis 12/13 sind stark, 13/14 ist etwas verdickt.

Der große Muskelmagen liegt zwischen den Dissepimenten 7/8 und 10/11, im 8.—9. Segment. In den drei Segmenten 11—13 ist der Oesophagus erweitert und seine Wand ist blutgefäßreich, ohne jedoch Kalkdrüsen zu bilden. Der Mitteldarm, welcher mit dem 15. Segment beginnt, trägt im 26. Segment zwei laterale, nach vorn gerichtete Blindsäcke, welche in ihrer hinteren Hälfte auf der Unterseite kurze, stummelförmige Aussackungen zeigen.

Das in seiner ganzen Länge einfache Rückengefäß entsendet im 7.—9. Segment dünne Gefäßschlingen; die aus dem Supraintestinalgefäß entspringenden vier Paar Lateralherzen liegen in den Segmenten 10 bis 13.

Die Tiere sind plektonephridisch.

Von den Geschlechtsorganen (Textfig. 1) liegen zwei Paar vollkommen voneinander gesonderte Testikelblasen mit Hoden und Samentrichtern in den Segmenten 10 und 11, von denen die hinteren bis an das Dissepiment 10/11 reichen und die hier angewachsenen Hoden umschließen. Ihnen entsprechen in den Segmenten 11 und 12 zwei Paar, an 10/11 und 11/12 sitzende Samensäcke, welche feinkörnig sind und eine fingerförmige Anhangsblase tragen. Die aus den vorderen Testikelblasen entspringenden Samenleiter legen sich unmittelbar an den Ursprungsstellen der hinteren Samenleiter an, verschmelzen mit ihnen aber erst im 12. oder 13. Segment zu unpaaren Kanälen, die leicht bis zur Einmündung in die Prostaten verfolgt werden können. Jede Prostata besteht aus zwei abgerundet viereckigen, feinkörnigen Teilen, die durch einen dünnen Kanal miteinander in Verbindung stehen; in den letzteren mündet unmittelbar an seiner Austrittsstelle aus dem vorderen Drüsenteil der Samenleiter ein. Unmittelbar an oder kurz vor dem hinteren Drüsenteil zweigt sich vom Verbindungskanal der muskulöse, S-förmig gebogene Ausführungsgang ab, der in den mittleren Teil einer großen Copulationstasche, die sich über drei Segmente erstreckt, einmündet. Der vordere und hintere Teil der dreiteiligen Copulationstasche ist abgerundet, halbkreisförmig, der mittlere dagegen seitlich bedeutend verlängert und meist fingerförmig nach vorn umgebogen, er umschließt den langen, fadenförmigen Penis. — Ein Paar Ovarien

ragen vom Dissepiment 12/13 frei in das 13. Segment; ihnen liegen zwei Eitrichter gegenüber, deren Eileiter im 14. Segment gemeinsam ausmünden. Zwei Samentaschen liegen in dem 7. Segment, münden aber am Dissepiment 7/8 aus. Die Ampulle ist kuglig und besitzt einen ebenso langen, S-förmig gebogenen, der Ampulle streckenweise dicht anliegenden, dicken Ausführungsgang, der kurz hinter seiner Ursprungsstelle ein anfangs ebenso dickes, dann dünner werdendes, an seinem Ende blasenförmig erweitertes Divertikel trägt. Das Divertikel ist ungefähr so lang wie der Ausführungsgang der Ampulle und wie dieser auch an die Ampulle angedrückt, so daß es den Anschein erweckt, als ob es die Fortsetzung des Ausführungsganges in entgegengesetzter Richtung wäre.

Die vorstehend beschriebene Art steht der *Ph. montana* Kinb. nahe, unterscheidet sich aber wesentlich von ihr durch die Ausbildung der Testikelblasen, welche voneinander getrennt sind. Auch die Form der Samentaschen und die starke Verlängerung des mittleren Teiles der Copulationstaschen sind scharfe Unterscheidungs-mittel.

*Pheretima Perkinsi* (Bedd.).

Diagnose. L. 90—170. D. 3—4 mm, Segmtz. 100—110. Farblos, Gürtel braun. Kopf epilobisch. Borstenketten dorsal und ventral kurz unterbrochen, vorn Distanz  $aa > ab > bc = cd = de$ , 34/V, 36/VI, 50/XVII. Erster Rückenporus 11/12. Gürtel ringförmig, auf 14—16 (= 3), borstenlos. Ein ♀ Porus auf 14. ♂ Poren auf schwachen Erhabenheiten mit zwei bis drei winzigen Geschlechtspapillen, dazwischen 12—14 Borsten. Vier Paar Samentaschenporen auf 5/6—8/9, durch acht Borsten getrennt, neben ihnen auf acht und neun oft kleine Geschlechtspapillen. Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, 5/6—7/8, 10/11 und 11/12 stark, 12/13—14/15 schwach verdickt. Im 27. Segment zwei laterale, dorsal und ventral schwach eingekerbte Blindsäcke. Drei Paar Lateralherzen in 11—13. Zwei Paar Hoden und Samentrichter in voneinander getrennten Testikelblasen im 10. und 11. Segment; die hinteren Testikelblasen sind durch feine Ligamente an das Dissepiment 10/11 angeheftet. Zwei Paar Samensäcke im 11. und 12. Segment. Drüsenteil der Prostaten klein oder fehlend, Ausführungsgang groß, U-förmig, Copulationstaschen fehlen. Ovarien und Eitrichter frei im 13. Segment. Samentaschen mit birnförmiger Ampulle, etwas kürzerem Ausführungsgang und dünnem, schlauchförmigem Divertikel mit terminaler Samenblase. Divertikel 1/2 oder 2/3 so groß wie die Haupttasche.

Fundnotiz: Sandwich-Inseln. Kauai, unweit Halemanu, N. 2982; Kauai, Lihue N. 2984. — Dr. B. FRIEDLÄNDER.

Die im allgemeinen farblosen Tiere, deren Gürtel sich durch seine braune Farbe abhebt, erreichen eine Länge von 90 bis 170 mm, einen Dickendurchmesser von 3 bis 4 mm und bestehen aus 100 bis 110 Segmenten.

Der Kopflappen teilt das erste Segment bis zur Mitte. Der Kopf ist also epilobisch.

Die Borsten der vorderen Segmente sind nicht wesentlich vergrößert. Sie stehen in dorsal und ventral kurz unterbrochenen Ketten. Am Vorderende, besonders auf Segment 3 bis 8, stehen die Borsten etwas weitläufiger und zwar ist  $aa > ab > bc = cd = de$  usw. Ich zählte 34/V, 36/VI, 50/XVII.

Der erste Rückenporus liegt auf der Intersegmentalfurche 11/12.

Der Gürtel ist borstenlos und umfaßt die Segmente 14 bis 16 = 3) ringförmig. Ventral-median auf dem 14. Segment liegt eine einzige weibliche Öffnung, von einem hellen Hof umgeben. Die beiden großen männlichen Poren liegen auf schwachen Erhabenheiten, die, an kreisförmigen Runzeln der Haut erkenntlich, meist etwas eingesenkt sind und wie bei *Ph. Morrisi* (Bedd.) zwei oder drei winzige Geschlechtspapillen tragen. Zwischen ihnen stehen 12 bis 14 Borsten. Die vier Paar Samentaschenporen auf den Intersegmentalfurchen 5/6 bis 8/9 sind durch acht Borsten getrennt ( $= \frac{1}{3} u$ ). Außer jenen dicht an den männlichen Poren liegenden Pubertätspapillen, die nie zu fehlen scheinen, kommen auch kleine Papillen neben den Samentaschenporen vor, jedoch nicht sehr häufig. So fand ich vereinzelt je zwei kleine Papillen auf den Segmenten 8 und 9 vor den Borsten und etwas medial von den Samentaschenporen.

### Innere Organisation.

Die Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, 5/6 bis 7/8, 10/11 und 11/12 sind stark, 12/13 bis 14/15 schwächer verdickt.

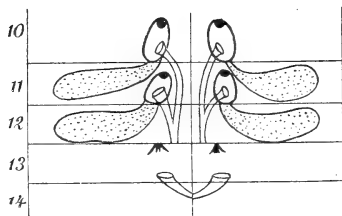
Der Muskelmagen liegt zwischen den Dissepimenten 7/8 und 10/11. Der Mitteldarm beginnt im 15. Segment und trägt im 27. Segment zwei laterale, am dorsalen und ventralen Rande mit wenigen, schwachen Einkerbungen versehene Blindsäcke.

Das Rückengefäß ist einfach und trägt in den Segmenten sechs bis zehn einfache Gefäßschlingen. Drei Paar Lateralherzen, die aus dem Supraintestinalgefäß entspringen, liegen in den Segmenten 11, 12, 13. Bei einem Exemplar fehlten die Herzen des 13. Segments.

Die Tiere sind plektonephridisch.

Von den Geschlechtsorganen (Textfig. 2) liegen zwei Paar Hoden und Samentrichter in Testikelblasen eingeschlossen im 10. und 11. Segment. Die Testikelblasen sind vollkommen voneinander getrennt und liegen nicht dicht zusammen; diejenigen des

11. Segments reichen nicht bis an das Dissepiment 10/11, sind mit diesem aber durch sehr zarte Ligamente verbunden. Mit den Testikelblasen kommunizieren zwei Paar kompakte, mehrfach gefurchte Samensäcke, die im 11. und 12. Segment liegen, und aus ihnen entspringen ventral zwei Paar Samenleiter, die sich jederseits im 12. Segment miteinander vereinigen und im 18. Segment in die Ausführungsgänge der Prostaten einmünden. Der Drüsenteil der Prostaten ist klein, der Ausführungsgang dagegen relativ groß und stark U-förmig gebogen. Bei einem Exemplar fehlten die Drüsenteile. Copulationstaschen sind nicht vorhanden. Die beiden großen Ovarien ragen vom Dissepiment 12/13 ins 13. Segment hinein; ihnen gegenüber liegen zwei Eitrichter, deren Eileiter im 14. Segment gemeinsam ausmünden.



Textfig. 2.

Die vier Paar Samentaschen liegen in den Segmenten 6–9. Jede besteht aus einer birnförmigen Ampulle und einem scharf abgesetzten, etwas kürzeren Ausführungsgang, der kurz vor seinem distalen Ende ein dünnes, schlauchförmiges Divertikel mit endständigem, kugligem oder ovalem

Samenraum besitzt. Das Divertikel ist  $\frac{1}{2}$  oder  $\frac{2}{3}$  so groß wie die Haupttasche.

Die 1883 von HORST als *Megascolex indicus* aufgestellte Art ist unter dem Namen *Perichaeta indica* von mehreren andern Autoren beschrieben. Nun hat aber BEDDARD darauf hingewiesen, daß diese Arten nicht identisch sind, daß in erster Linie das HORSTSche Original selbst durch den Besitz einer Copulationstasche von den übrigen Formen abweicht und zu *Ph. cingulata* (Vaill.) zu stellen ist. Mit MICHAELSEN nimmt er dann weiterhin an, daß die *Ph. indica auctorum* mit *Ph. heterochaeta* (Michaelsen) zu identifizieren und als solche zu bezeichnen ist. Dieser Art ordnet er *Ph. Perkinsi* (Bedd.), *Ph. Modigliani* (Rosa), *Ph. nipponica* (Bedd.) und *Ph. mirabilis* (Bourne) zu. Hierher gehört weiterhin auch die von MICHAELSEN beschriebene Form *Ph. indica* Horst var. *ceylonica*.

Nach der Anordnung der Geschlechtspapillen an den ♂ Poren und der Form der Samentaschen stimmen nun die von mir untersuchten Tiere in erster Linie mit *Ph. Perkinsi* und *Ph. indica* Horst var. *ceylonica* (Michlsn.) überein; denn bei diesen liegen je eine oder zwei Papillen hart neben den männlichen Poren und die Divertikel

der Samentaschen sind dünn, schlauchförmig und endigen mit einem kugligen Samenraum. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist auch *Ph. nipponica* hierher zu rechnen, welcher zwar die Papillen neben den ♂ Poren fehlen, die aber ähnlich wie die von mir untersuchten Exemplare kleine Papillen auf dem 7.—9. Segment hat.

Nun habe ich oben gezeigt, daß bei den mir vorliegenden Tieren die Testikelblasen vollkommen getrennt sind und relativ weit auseinander liegen. Nach MICHAELSENS Originalbeschreibung (10, S. 6) hat aber *Ph. heterochaeta* Testikelblasen, die miteinander ventralmedian kommunizieren, bzw. vollständig verschmolzen sind. Geschlechtspapillen erwähnt MICHAELSEN nicht.

Mit *Ph. heterochaeta* können daher die von mir beschriebenen Exemplare nicht identifiziert werden. Ich bezeichne sie deshalb als *Ph. Perkinsi* (Bedd.), denn mit dieser stimmen sie, bis auf die nicht wesentlich vergrößerten Borsten des Vorderkörpers, in fast allen Punkten überein. Dazu kommt, daß das BEDDARDSche Material von demselben Fundort stammt, wie das mir zur Verfügung stehende.

Ich halte nun folgende Synonymlisten für wahrscheinlich:

1) *Ph. Perkinsi* (Bedd.).

1896. *Perichaeta Perkinsi* Bedd.

1897. *Ph. indica* (Horst) var. *ceylonica* (Michlson.).

Hierher vielleicht auch *Ph. nipponica* (Bedd.) 1892.

2) *Ph. heterochaeta* (Michlson.).

1891. *Perichaeta heterochaeta* (Michlson.).

— *Perichaeta indica* auctorum, non *Per. indica* Horst (1885).

Zu welcher Art *Ph. Modigliani* (Rosa) und *Ph. mirabilis* (Bourne) zu stellen sein werden, ist schwer zu entscheiden. Die ROSASche Art soll zwei Paar nicht deutlich gesonderte Testikelblasen haben und ist, wenn es keine selbständige Art ist, wohl zu *Ph. heterochaeta* zu ziehen.

***Pheretima Dahli* nov. spec.**

Diagnose. L. 70, D. 2,5 mm, Segmtz. 120. Farblos, Gürtel gelbbraun. Borstenketten geschlossen, 70/VIII. hinter dem Gürtel weniger. Erster Rückenporus 12/13. Gürtel ringförmig auf 14—<sup>2</sup>/<sub>3</sub>16, 16, borstenlos. Ein ♀ Porus auf 14. ♂ Poren auf Papillen dicht an der ventralen Mittellinie. In gleicher Richtung vier Paar Samentaschenporen auf 5,6—8/9 und paarige Pubertätspapillen auf 10, 11 (16), 17—21. Dissepiment 8,9 dünn, 9/10 fehlt, 5,6—7,8 stark, 10/11 wenig verdickt. Im 21. Segment zwei einfache, laterale, ventralwärts gebogene Blindsäcke. Drei Paar Lateralherzen in 11—13. Ein Paar Hoden und Samenrichter in getrennten Testikelblasen im 11., ein Paar Samensäcke im 12. Seg-

ment. Drüsenteil der Prostaten gelappt, vom 16.—22. Segment reichend. Copulationstaschen fehlen. Ovarien und Eitrichter frei im 13. Segment. Samentaschen mit birnförmiger Ampulle, fast ebenso langem Ausführungsgang und kleinem, blasenförmigem Divertikel.

Fundnotiz: Ralum auf Neu-Pommern. N. 2981. Prof. DAHL.

Die im allgemeinen farblosen Tiere, deren Gürtel sich durch seine gelbbraune Farbe abhebt, haben eine Länge von 70 mm, einen Dickendurchmesser von  $2\frac{1}{2}$  mm und bestehen aus 120 Segmenten.

Die Form des Kopfes war nicht festzustellen.

Die Borsten sind ornamentiert und stehen in vollkommen geschlossenen Ketten. Auf dem 8. Segment zählte ich 70 Borsten; hinter dem Gürtel ist die Zahl beträchtlich geringer.

Der erste Rückenporus liegt auf der Intersegmentalfurche 12/13.

Der Gürtel umfaßt die Segmente 14 bis  $2\frac{2}{3}$  16 oder 16 ringförmig und ist borstenlos. Auch bei den mit schwach entwickeltem Gürtel konnte ich auf dem Clitellum keine Borsten erkennen. Eine einzige weibliche Öffnung liegt ventral auf dem 14. Segment. Die beiden männlichen Poren liegen auf Papillen dicht an der ventralen Medianlinie des 18. Segments. In derselben Richtung liegen die vier Paar Samentaschenporen auf den Intersegmentalfurchen  $5\frac{1}{6}$  bis  $8\frac{1}{9}$ , jederseits in der dritten Borstenlinie, und paarige Pubertätspapillen vor den Borstenketten der Segmente 10, 11, 17 bis 21. Bei den Exemplaren, bei denen der Gürtel nicht das ganze 16. Segment umfaßt, liegt auch hier ein Paar Papillen.

### Innere Organisation.

Die Dissepimente  $5\frac{1}{6}$  bis  $7\frac{1}{8}$  sind stark verdickt,  $8\frac{1}{9}$  ist vorhanden, aber dünn,  $9\frac{1}{10}$  fehlt,  $10\frac{1}{11}$  ist wenig verdickt.

Der Muskelmagen liegt im 8. und 9. Segment. Der Mitteldarm beginnt mit dem 15. Segment; er trägt im 21. Segment lateral zwei einfache, schlauchförmige, dünne Blindsäcke, welche nach unten gebogen sind und in der ventralen Mittellinie des 21. Segments dicht aneinander stoßen. Ich konnte diese Lage und Form der Blindsäcke bei fünf Exemplaren feststellen.

Das Rückengefäß ist einfach. Aus dem Supraintestinalgefäß entspringende Lateralherzen liegen in den Segmenten 11, 12, 13.

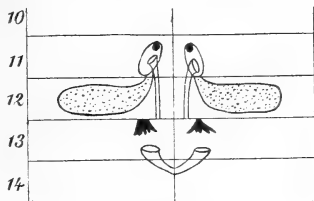
Die Tiere sind plektonephridisch.

Von den Geschlechtsorganen (Textfig. 3) liegt ein Paar Hoden und Samentrichter in voneinander getrennten Testikelblasen des 11. Segments. An letztere schließen sich zwei im 12.



Segment liegende Samensäcke an und aus ihnen entspringt jederseits ein Samenleiter. Die Prostaten haben einen vom 16. bis 22. Segment reichenden, gelappten Drüsenteil und einen S-förmig gebogenen Ausführungsgang. Copulationstaschen fehlen. Die beiden Ovarien ragen vom Dissepiment 12/13

ins 13. Segment; ihnen gegenüber sitzen die Eitrichter, deren Eileiter im 14. Segment gemeinsam ausmünden. Von den vier Paar Samentaschen liegen die drei ersten Paare im 5., 6. und 7. Segment, das vierte dagegen im 9. Segment; doch münden sie in den Intersegmentalfurchen 5/6—8/9 aus. Jede



Textfig. 3.

besteht aus einer birnförmigen Ampulle und einem fast ebenso langen, scharf abgesetzten Ausführungsgang, der in seinem oberen Teil ein kleines blasenförmiges Divertikel trägt.

Von dieser Art unterscheiden sich die *Pheretima*-Arten Neu-Guineas und Neu-Pommerns mit nur ein Paar Testikelblasen bzw. Samensäcken und vier Paar Samentaschen in manchen Punkten. *Ph. neoguineensis* (Michlson.) hat keine Blindsäcke und Pubertätspapillen; bei *Ph. pacifica* (Bedd.) sind die Pubertätspapillen unpaarig und liegen ventral-median; *Ph. spectabilis* (Rosa) hat eine beträchtlich größere Borstenzahl und die Blindsäcke liegen im 26. Segment; bei *Ph. papua* (Rosa) erstrecken sich die Samensäcke vom 12. bis zum 14. Segment. Außerdem besitzen alle diese Arten auf dem Gürtel Borsten.

### *Pheretima montana* (Kinb.).

Diagnose. L. 110, D. 5 mm, Segmtz. 100. Schmutzig graubraun, Gürtel rötlich-braun. Borsten in geschlossenen Ketten, an den Segmenten 3—9 vergrößert, 40/VIII, 56/XX. Erster Rückenporus 11/12. Gürtel ringförmig, 14—17 (= 3., borstenlos. Ein ♀ Porus auf 14. Zwischen den ♂ Poren zehn Borsten (=  $\frac{1}{6}u$ ). Ein Paar Samentaschenporen auf 7/8, dazwischen 18 Borsten (=  $\frac{1}{3}u$ ). Geschlechtspapillen fehlen. Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, 5/6 und 6/7 stark verdickt, 7/8 dünn, 10/11—13/14 etwas verdickt. Im 26. Segment zwei Blindsäcke, ventral mit stummelförmigen Aussackungen. Vier Paar Lateralherzen in 10—13. Zwei Paar Hoden und Samentrichter von Testikelblasen umschlossen in 10 und 11; Testikelblasen jederseits miteinander verwachsen und kommunizierend; die Samenleiter vereinigen sich innerhalb der Testikelblasen. Zwei Paar kompakte Samensäcke mit Anhangsblasen in 11 und 12. Drüsenteil der Prostaten besteht aus zwei Teilstücken, die durch einen feinen Kanal verbunden sind. Copulationstasche groß, dreiteilig, in 17—19, mittlerer Teil dick-kegelförmig, seitlich nicht wesentlich verlängert. Ovarien und Eitrichter frei im

13. Segment. Samentaschen mit eiförmiger Ampulle, kürzerem, dickem Ausführungsgange und dünngestieltem, kugligem Divertikel. Letzteres ist wenig länger als der Ausführungsgang.

Dieser Art gehören eine Anzahl von Tieren an, die Herr Dr. HAHN in der Nähe von Ralum auf Neu-Pommern hat sammeln lassen.

Die schmutzig-graubraunen, dorsal etwas dunkleren, ventral helleren Tiere zählen bei einer Länge von 110 und einem Dicken-durchmesser von 5 mm etwa 100 Segmente.

Die Form des Kopfes ist bei den stark erweichten Tieren nicht zu erkennen.

Die Borsten, die an den Segmenten 3—9 vergrößert sind, stehen in geschlossenen Ketten; ich zählte 40/VIII, 56/XX.

Den ersten Rückenporus erkannte ich in der Intersegmentalfurche 11/12.

Das Clitellum hebt sich durch seine rötlich-braune Farbe stark ab, ist borstenlos und umfaßt die drei Segmente 14—17 ringförmig. Eine unpaare weibliche Öffnung liegt ventral-median auf dem 14. Segment und ist von einem helleren Hof umschlossen. Die beiden männlichen Poren liegen ventral auf dem 18. Segment und sind durch zehn Borsten voneinander getrennt, etwa  $\frac{1}{6}$  des Körperumfanges. Dagegen liegen die beiden Samentaschenporen in der Intersegmentalfurche 7/8 lateral und sind durch 18 Borsten, etwa  $\frac{1}{3}$  des Umfanges, voneinander entfernt. Geschlechtspapillen fehlen.

#### Innere Organisation.

Von den Dissepimenten sind 5/6 und 6/7 verdickt, 7/8 dünn, 8/9 und 9/10 fehlen, 10/11—13/14 sind etwas verdickt. Andre Angaben beruhen vielleicht auf einem Irrtum in der Zählung der Segmente, der dadurch hervorgerufen sein kann, daß die Samentaschen nicht im 8., sondern im 7. Segmente liegen.

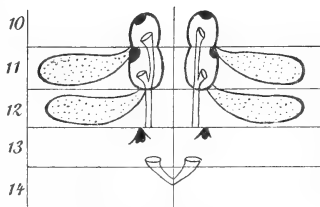
Auf den großen tonnenförmigen Muskelmagen im 8. und 9. Segment folgt der Oesophagus, der im 10.—13. Segment erweitert ist, ohne aber Kalkdrüsen zu bilden. Der Mitteldarm, welcher mit dem 15. Segment beginnt, trägt im 26. Segment ein Paar seitlich-dorsale, nach vorn bis ins 23. Segment reichende Blindsäcke, die an ihren unteren Rändern tief eingekerbt sind, stummelförmige Aus-sackungen besitzen.

Das Rückengefäß ist in seiner ganzen Länge einfach; aus ihm entspringen vom 4.—9. Segment dünne Gefäßschlingen. Die vier

Paar starken Lateralherzen nehmen ihren Ursprung im 10.—13. Segment aus dem Supraintestinalgefäß.

Die Tiere sind plektonephridisch.

Von den Geschlechtsorganen (Textfig. 4) liegen zwei Paar Hoden und Samentrichter in Testikelblasen eingeschlossen im 10. und 11. Segment. Die Testikelblasen einer Seite, aber nicht die eines Segments, sind in ganzer Breite verwachsen und kommunizieren miteinander. Die Samenleiter der vorderen Samentrichter vereinigen sich mit denen der hinteren innerhalb der Testikelblasen des 11. Segments, so daß aus diesen unpaare Kanäle austreten, die zum 18. Segment ziehen. Mit den Testikelblasen stehen zwei Paar kompakte Samensäcke in Verbindung, die von den Dissepimenten 10/11 und 11/12 in die Segmente 11 und 12 hineinragen und je eine fingerförmige Anhangsblase tragen. Die feinkörnigen Prostaten zerfallen in je zwei Teile, die mehr oder weniger weit voneinander entfernt liegen und von denen der vordere nochmals geteilt sein kann. Die beiden abgerundeten viereckigen Drüsenteile einer Seite stehen durch einen zarten Verbindungskanal miteinander in Kommunikation, in den dicht hinter seiner Ursprungsstelle aus dem vorderen Drüsenteil der Samenleiter einmündet und in dessen Mitte der stark glänzende, muskulöse, S-förmig gebogene Ausführungsgang entspringt. Dieser mündet seitlich in den mittleren Teil einer großen, sich vom 17.—19. Segment erstreckenden Copulationstasche, deren vorderer und hinterer Teil meist etwas kürzer sind, als der in manchen Fällen an seiner Basis etwas längere, mittlere, dick kegelförmige, seitlich nicht wesentlich verlängerte, die Penisscheide bildende Teil. — Zwei Paar Ovarien sitzen an 12/13, ihnen gegenüber liegen zwei freie Eitrichter, deren Eileiter im 14. Segment gemeinsam ausmünden. Die beiden Samentaschen liegen im 7. Segment, münden aber in der Intersegmentalfurche 7/8 aus. Jede besteht aus einer eiförmigen Ampulle und einem kürzeren, dicken Ausführungsgang, der in seiner Mitte ein lang und dünn gestieltes, kugliges Divertikel trägt. Das ganze Divertikel ist wenig länger als der Ausführungsgang der Ampulle.



Textfig. 4.

*Ph. montana* (Kinb.) und verwandte Arten.

Zu den Arten mit stark verlängerter Penisscheide gehören außer *Ph. Hahli* nov. spec. noch die von MICHAELSEN früher (1, S. 286) als Unterarten von *Ph. montana* (Kinb.) betrachteten Species *Ph. xonopora* (Rosa) und *Ph. Arthuri* (Benh.). BEDDARD (3, S. 619) hat diese auch als Unterarten eingezogen und mit *Ph. montana* identifiziert; dieser Ansicht hat sich dann später MICHAELSEN (7) angeschlossen. Leider wissen wir nichts über die Anordnung der Testikelblasen bei diesen Arten, doch glaube ich, daß schon die Unterschiede in der Form der Copulationstaschen hinreichen, um die beiden Arten von *Ph. montana* ganz abzutrennen, denn bei letzterer ist der mittlere Teil nicht oder doch nur wenig breiter als der vordere und hintere Teil der Copulationstasche, während er bei jenen seitwärts ganz beträchtlich verlängert ist. Dagegen stimmt in dieser Beziehung die früher auch von MICHAELSEN als Unterart betrachtete *Ph. malamaniensis* (Benh.) mit *Ph. montana* überein, die von BEDDARD ebenfalls zusammengezogen sind; doch wird von BENHAM (2, Taf. 16, Fig. 6a) angegeben, daß der vordere Teil der Copulationstasche länglich oval und viel größer als der hintere Teil ist. Ob dieser Charakter nur individueller Natur ist, oder zur Aufstellung einer besonderen Art oder Unterart hinreicht, erscheint fraglich; Klarheit würde auch hier die Anordnung der Testikelblasen, die uns unbekannt ist, geben. Vorerst gehen wir wohl richtiger, die Art bestehen zu lassen.

Die hier erwähnten Arten lassen sich folgendermaßen unterscheiden:

- I. Mittlerer Teil der Copulationstasche seitwärts nicht verlängert, ebenso breit oder nur sehr wenig breiter als der vordere und hintere Teil.

- 1) Vorderer Teil der Copulationstasche bedeutend größer als der hintere. *Ph. malamaniensis* (Benh.).
- 2) Vorderer Teil ebenso groß als der hintere. Testikelblasen einer Seite miteinander kommunizierend.

*Ph. montana* (Kinb.).

- II. Mittlerer Teil der Copulationstasche seitwärts beträchtlich verlängert, eine lange, fingerförmige Penisscheide bildend.

- 1) Darmblindsäcke einfach.

- a. Divertikel der Samentaschen schlauchförmig, gewunden, länger als die Haupttasche.

*Ph. Arthuri* (Benh.).

- b. Divertikel der Samentaschen mit kleinem Samenraum und einem langen, dünnen Stiel; so lang wie die Haupttasche. **Ph. zonopora** (Rosa).
- 2) Darmblindsäcke am unteren Rande mit stummelförmigen Aussackungen. Testikelblasen gesondert. **Ph. Hahli** nov. spec.

*Pheretima capensis* (Horst).

Diagnose. L. 100—170, D. 4—5 mm, Segmtz. 130. Hellgrau oder purpurbraun, Gürtel dunkel violettbraun. Kopf epilobisch. Borstenketten hinter dem Gürtel ventral kurz unterbrochen, 40/VIII, 50/XIX. Erster Rückenporus 9/10, 11/12, 12/13. Gürtel ringförmig, 14—16 (= 3), borstenlos. Ein ♀ Porus auf 14. ♂ Poren tief grubenförmig, dazwischen sieben Borsten. Zwei Paar Samentaschenporen auf 7/8 und 8/9, in der achten Borstenlinie. Geschlechtspapillen fehlen. Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, 6/7, 7/8, 11/12—13/14 verdickt. Im 26. Segment zwei laterale, einfache Blindsäcke. Vier Paar Lateralherzen in 10 bis 13. Zwei Paar Hoden und Samentrichter in jederseits miteinander verschmolzenen und im 11. Segment liegenden Testikelblasen, die Samenleiter vereinigen sich in den Testikelblasen. Zwei Paar kompakte Samensäcke im 11. und 12. Segment. Drüsenteil der Prostata viereckig, tief gefurcht, in 16—20, 22. Copulationstasche klein. Ovarien und Eitrichter frei im 13. Segment. Samentaschen mit eiförmiger Ampulle, etwas kürzerem Ausführungsgang und sehr langem, schlauchförmigem, vielfach gewundenem Divertikel mit Endblase. Das Divertikel kann fast sechsmal so lang sein wie die Haupttasche; es kann auch beträchtlich kürzer sein und liegt dann der Haupttasche seiner Länge nach an, oder es ist frei und bildet eine einfache Schlinge.

Die dem Hamburger Museum gehörenden, ausgezeichnet konservierten Tiere tragen die Fundnotiz: Java, Buitenzorg, Prof. KRAEPELIN leg. 24. II. 04. V. 6443 und V. 6446.

Die Tiere sind hellgraubraun oder purpurbraun, dorsal oft dunkelbraun und erreichen eine Länge von 110—170 mm, einen Dicken-durchmesser von 4—5 mm und bestehen aus 130 Segmenten.

Der Kopflappen teilt das erste Segment bis zur Mitte, der Kopf ist also epilobisch.

Die Borsten stehen vor dem Gürtel in ununterbrochenen Ketten, hinter dem Gürtel sind sie ventral kurz unterbrochen. Ich zählte 40/VIII, 50/XIX.

Den ersten Rückenporus fand ich in der Intersegmentalfurche 9/10, 11/12 oder 12/13.

Der Gürtel, welcher dunkelviolettblau gefärbt ist, umfaßt die Segmente 14—16 (= 3) ringförmig und besitzt keine Borsten. Eine unpaare weibliche Öffnung liegt ventral-median auf dem 14. Seg-

ment. Die beiden männlichen Poren sind tief-grubenförmig und liegen ventral auf dem 18. Segment, etwas medial von der Linie der Samentaschenporen; ich zählte zwischen ihnen sieben Borsten. Zwei Paar Samentaschenporen liegen noch ventral in den Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9 und zwar jederseits in der achten Borstenlinie. Geschlechtspapillen fehlen.

### Innere Organisation.

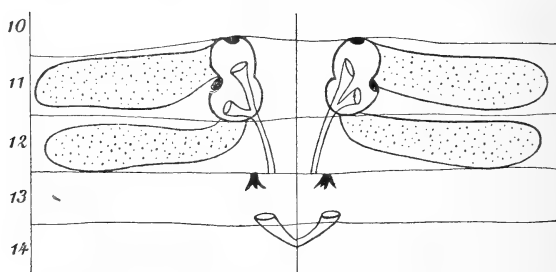
Die Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, 6/7, 7/8 und 11/12 bis 13/14 sind verdickt.

Ein großer Muskelmagen liegt hinter dem Dissepiment 7/8 im 8. und 9. Segment. Der Mitteldarm beginnt mit dem 15. Segment und trägt zwei dorso-lateral gelegene, einfache Blindsäcke im 26. Segment, die bis ins 22. Segment reichen, hier mit ihrem Ende fingerförmig nach unten gebogen sind und nur durch die Dissepimente hervorgerufene schwache Einschnürungen erkennen lassen.

Das Rückengefäß ist einfach. Im 6.—10. Segment entspringen aus ihm dünne Gefäßschlingen. Die vier Paar vom Supraintestinalgefäß entspringenden Lateralherzen liegen in den Segmenten 10 bis 13.

*Ph. capensis* ist plektonephridisch.

Von den Geschlechtsorganen (Textfig. 5) liegen zwei Paar Hoden und Samentrichter in jederseits miteinander verschmolzenen, aber durch schwache Einschnürungen als doppelt erkennbaren



Textfig. 5.

Testikelblasen des 11. Segments. Es sind also die Testikelblasen des 10. Segments um 1 Segment nach hinten gerückt und mit den hier liegenden Blasen eng verbunden. Medial stehen die Testikelblasen, die dicht nebeneinander liegen können, nicht in Verbindung. Auf den ventralen Flächen entspringt aus den Testikelblasen je ein un-

paarer Samenleiter; die Vereinigung der Samenleiter jeder Seite findet also im Innern der Testikelblase statt. Die zwei Paar Samensäcke haben die normale Lage im 11. und 12. Segment; sie setzen sich an die Testikelblasen an und stoßen dorsal über dem Darne dicht zusammen; sie sind kompakt und nur von einer Längs- und wenigen Querfurchen durchzogen. Die Samenleiter münden an den Austrittsstellen der Ausführungsgänge der Prostaten im 18. Segment ein. Der große Drüsenteil der Prostaten reicht vom 16. bis 20. oder 22. Segment, ist im Umriss viereckig und durch tiefe Furchen vielfach zerschlitzt. Der nur schwach gebogene, in seiner Mitte fast kuglig erweiterte Ausführungsgang mündet in eine kleine, halbkuglige, auf das 18. Segment beschränkte Copulationstasche ein. Zwei freie Ovarien sitzen im 13. Segment am Dissepiment 12/13; ihnen gegenüber liegen am Dissepiment 13/14 zwei Eitrichter, deren Eileiter im 14. Segment gemeinsam ausmünden. Zwei Paar Samentaschen münden auf den Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9 nach außen, jedoch liegt das erste Paar nicht im 8., sondern im 7. Segment, also vor Dissepiment 7/8. Jede Tasche besteht aus einer eiförmigen Ampulle und einem etwas kürzeren Ausführungsgange, der kurz vor seiner Ausmündung ein sehr langes, in vielfachen Windungen an die Haupttasche angelegtes, schlauchförmiges, an seinem Ende blasenförmig erweitertes Divertikel trägt. Das Divertikel kann im ausgezogenen Zustande fast sechsmal so lang sein wie die Haupttasche. Eine solche regelmäßige Lagerung des Divertikels, wie ich sie in einer früheren Arbeit (S. 63) beschrieb, habe ich ebenfalls wieder beobachtet. Das Divertikel liegt dann seiner Länge nach um die Tasche herum, ist mit dieser durch feine Ligamente verbunden und endigt mit einem birnförmigen Samenraume. Bei einem dritten Exemplar besaßen die Divertikel genau dieselbe Form, wie sie Horst beschrieben und abgebildet hat (S. 62 und Taf. III, Fig. 25). Das schlauchförmige, mit Samenraum endigende Divertikel ist dann nur wenig länger als die Haupttasche und bildet eine einfache Schlinge.

*Pheretima Sedgwicki* (Benham) und var. nov. *ablata*.

Diagnose. L. 90–150, D. 4–6 mm, Segmtz. 90–96. Dorsal rötlich- oder dunkelbraun, ventral gelblich, Borstenketten und Intersegmentalfurchen hell. Kopf probolisch. Borsten auf 4–8 vergrößert, Borstenketten geschlossen, 25–34/VII, 42–45/IX, 60/XX. Erster Rückenporus 12/13. Gürtel ringförmig,  $\frac{1}{2}$  14– $\frac{1}{2}$  16 (= 1 $\frac{1}{2}$  2), mit Borsten. Zwei ♀ Poren auf 14. ♂ Poren in den sechsten oder siebenten Borstenlinien auf kreisrunden Warzen, denen nach vorn und

hinten zwei halbkreisförmige Pubertätsgruben dicht anliegen. Drei Paar Samentaschenporen auf  $5/6-7/8$  in den Linien der ♂ Poren. Je ein Paar Pubertätspapillen in den Linien der ♂ Poren und hinter den Borsten des 9.—11., 16., 17., 19., 20. Segments, ferner medial von diesen je ein Paar vor den Borsten des 9.—13., 17., 19.—21. Segments; selten alle, zuweilen keine entwickelt. Alle Dissepimente vorhanden,  $5/6$ ,  $6/7$ ,  $9/10-12/13$  verdickt. Im 21. Segment ein unpaarer, ventraler Darmblindsack. Drei Paar Lateralherzen in 10—12. Ein Paar Hoden und Samentrichter liegen in zwei unter sich getrennten Testikelblasen des 11. Segments, von denen aber jede vollkommen mit zwei von den zwei Paar kompakten Samensäcken des 11. und 12. Segments ventral verschmolzen sind; rudimentäre Samensäcke im 13. Segment. Drüsenteil der Prostata abgerundet rechteckig, in 17—19. Copulationstaschen fehlen. Ovarien in die schlauchförmigen, streckenweise erweiterten, am Dissepiment  $12/13$  befestigten, gesondert ausmündenden Eileiter eingeschlossen. Samentaschen mit birnförmiger Ampulle, ebenso langem Ausführungsgange und kleinem birnförmigen Divertikel.

Von dieser Art erhielt ich eine größere Anzahl durch Herrn Dr. HAHN, die derselbe bei Ralum auf Neu-Pommern hatte sammeln lassen. Auch das Berliner Museum besitzt eine größere Sammlung mit folgenden Fundnotizen:

Ralum, im ersten Waldtal unter dichtem Laubdach ausgegraben. 28. 9. 96; 2981; Prof. DAHL.

Ralum, unter Steinen im ersten Waldtal; 5. 6. 96. F. 1084; Prof. DAHL.

Ralum, Regenwürmer unter Holzstücken im Quertal. 30. 7. 96; 2978; Prof. DAHL.

Samoa, Upolu, Lanutoo. 3063. Dr. B. FRIEDLÄNDER.

Samoa, Süd-Sawaii. 3065. Dr. B. FRIEDLÄNDER.

Tonga-Inseln, Ninafoon. 3222. Dr. B. FRIEDLÄNDER.

Zunächst will ich die Art nach den aus der Umgebung von Ralum stammenden Tieren beschreiben und daran einige Bemerkungen über die Exemplare von Samoa und den Tonga-Inseln schließen, die ich als besondere Varietät betrachte.

Die dorsal rötlich- oder dunkelbraun, ventral gelblich gefärbten Tiere mit hellen Borstenketten und Intersegmentalfurchen haben eine Länge von 90 bis 150 mm, einen Dickendurchmesser von 4 bis 6 mm und bestehen aus 90 bis 96 Segmenten.

Der Kopflappen teilt das erste Segment nicht; der Kopf ist also probolisch.

Die Borsten sind auf den Segmenten 4 bis 8 vergrößert, besonders die ventralen, und stehen hier weitläufiger als weiter hinten. Die Borstenketten sind dorsal und ventral geschlossen. Ich zählte 25—34/VII, 42—45/IX und 60/XX.



Der erste Rückenporus liegt auf der Intersegmentalfurche 12/13.

Der Gürtel umfaßt die Segmente  $\frac{1}{2}14$  bis  $\frac{1}{2}16$  ( $= 1\frac{1}{2}$ ) ringförmig und trägt auf allen oder nur dem vorderen und hinteren Segmente vollkommen geschlossene Borstenketten; im letzteren Falle besitzt das 15. Segment nur auf seiner ventralen Fläche Borsten. Auf dem 14. Segment liegen ventral-median dicht nebeneinander zwei kleine weibliche Poren, die von einem gemeinsamen, quereovalen oder auch hantelförmigen Drüsenhofe umgeben sind. In einem Falle war nur eine weibliche Öffnung vorhanden. Die beiden männlichen Poren liegen auf kreisrunden, warzenförmigen Papillen in den sechsten oder siebenten Borstenlinien des 18. Segments. Die Warzen sind vorn und hinten von zwei fast halbkreisförmigen drüsigen Pubertätsgruben umschlossen. Drei Paar Samentaschenporen findet man in den Linien der männlichen Poren auf den Intersegmentalfurchen 5/6, 6/7, 7/8. Außer den erwähnten, stets vorhandenen Pubertätsgruben kommen meist noch Pubertätspapillen vor. Bei einem Exemplare fand ich je zwei Papillen hinter den Borstenketten des 19. und 20. Segments in den Linien der männlichen Poren und ventral-median davon, aber vor den Borstenketten je zwei Papillen auf den Segmenten 17, 19, 20, 21, und in gleicher Richtung mit letzteren und ebenfalls vor den Borstenketten je zwei Papillen auf den Segmenten 10, 11, 12, 13. Bei einem andern Exemplar beobachtete ich je zwei Papillen vor den Borsten der Segmente 9, 10 und 11 und je zwei hinter den Borsten des 10. und 11. Segments in den Linien der Samentaschenporen. Im allgemeinen fand ich je zwei Papillen in den Linien der ♂ Poren und hinter den Borstenketten auf Segment 9—11 ( $= 3$ ), 16, 17, 19, 20 und ventralwärts je zwei Papillen vor den Borsten auf Segment 9—13 ( $= 5$ ), 17, 19, 20, 21. Nie scheinen alle diese Papillen gleichzeitig vorzukommen. Es können aber alle Pubertätspapillen fehlen, dann sind aber doch die halbkreisförmigen Pubertätsgruben vorhanden.

#### Innere Organisation.

Alle Dissepimente sind vorhanden. Die Dissepimente 7/8 und 8/9 sind dünn, 5/6 und 6/7 sowie 9/10—12/13 verdickt und zwar teilweise ziemlich stark.

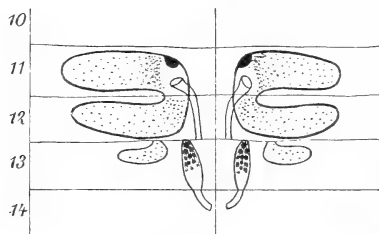
Der Muskelmagen liegt zwischen den Dissepimenten 7/8 und 9/10, also im 8. und 9. Segment. Der Mitteldarm beginnt mit dem 15. Segment und trägt im 21. Segment ventral einen kurzen, nach

vorn gerichteten oder seitlich am Darm emporsteigenden, unpaaren Blindsack; laterale Blindsäcke fehlen.

Das Rückengefäß ist einfach und entsendet in den Segmenten 7—9 dünne Gefäßschlingen. Starke, aus dem Supraintestinalgefäß entspringende Lateralherzen liegen in den Segmenten 10, 11, 12.

*Ph. Sedgwicki* ist plektonephridisch.

Von den Geschlechtsorganen (Textfig. 6) liegt ein Paar Hoden und Samentrichter in vollständig mit den Samensäcken verschmolzenen Testikelblasen eingeschlossen im 11. Segment. Jede Testikelblase geht im 11. Segment in einen Samensack über und setzt sich auch nach hinten in einen im 12. Segment liegenden Samensack fort. So bilden die Samensäcke jederseits eine zusammen-



Textfig. 6.

hängende U-förmige Masse, in deren ventraler Partie Hoden und Samentrichter im 11. Segment liegen und auf deren ventraler Fläche ein Samenleiter entspringt. Rudimentäre Samensäcke ragen meist vom Dissepiment 12/13 ins 13. Segment hinein. Die Samenleiter münden im 18. Segment in die schwach S-förmig gebogenen

Ausführungsgänge der Prostaten und zwar an deren Ursprungsstelle ein. Der Drüsenteil der Prostaten ist abgerundet-rechteckig, von wenigen Furchen durchzogen und nimmt die drei Segmente 17—19 ein. Copulationstaschen fehlen. Ventral vom Dissepiment 12/13 ziehen zwei, sich zunächst erweiternde, dann verjüngende Schläuche durch das 13. Segment, treten durch das Dissepiment 13/14 und münden im 14. Segment getrennt, aber dicht nebeneinander aus. Unter dem Mikroskop erkennt man in ihnen reife Eier und am Dissepiment 12/13 sitzende Ovarien. Eitrichter und Eileiter bilden also jederseits einen die am Dissepiment 12/13 sitzenden Ovarien einschließenden Schlauch. Drei Paar Samentaschen liegen in den Segmenten 6, 7 und 8. Jede besteht aus einer birnförmigen Ampulle und einem ungefähr ebenso langen, scharf abgesetzten Ausführungsgange, der in seiner Mitte ein kleines länglich-birnförmiges Divertikel trägt.

Die von Samoa und den Tonga-Inseln stammenden Exemplare stimmen mit den hier beschriebenen in den wichtigsten Merkmalen überein, so in den äußeren Charakteren, wie besonders in den bogen-

förmigen, die Papillen mit den männlichen Poren umgebenden Drüsen gruben und im allgemeinen in der Anordnung der Pubertätspapillen, sowie in der inneren Organisation, wie z. B. dem Fehlen von Lateralherzen im 13. Segment, dem Vorkommen von einem ventral entspringenden unpaaren Darmblindsack im 21. Segment, der freilich bei einem Exemplare im 22. Segmente lag, und der Ausbildung des gesamten Geschlechtsapparates, mit Ausnahme der Anzahl der Samentaschen. Denn bei allen diesen Tieren sind nur zwei Paar vorhanden, die in den Segmenten 7 und 8 liegen und in den Intersegmentalfurchen 6/7 und 7/8 ausmünden. Auch die Form der Samentaschen weicht etwas ab. Denn der Ausführungsgang ist nicht scharf von der birnförmigen Ampulle abgesetzt, sondern die ovale Ampulle verdünnt sich allmählich zum Ausführungsgange. Außerdem besteht das Divertikel aus einem kugligen oder ovalen Samenraume und einem scharf abgesetzten, dünnen Ausführungsgange. Auch in der Lage der vorderen Geschlechtspapillen scheint eine Abweichung konstant zu sein. Ich fand die medial von den Linien der ♂ Poren und vor den Borsten liegenden Papillen auf Segment 6, 7, 8. Es wird sich empfehlen, diese vielleicht durch Verschleppung von Neu-Guinea, dem Verbreitungsgebiet der typischen Form, nach Samoa und den Tonga-Inseln gelangten, isolierten Formen als Varietäten abzutrennen und als *Ph. Sedgwicki* (Benh.) var. nov. *ablata* zu bezeichnen.

Diagnose. Zwei Paar Samentaschenporen auf 6/7 und 7/8. Vordere, vor den Borsten liegenden Pubertätspapillen auf dem 6., 7., 8. Segment. Ausführungsgang der Samentaschen nicht scharf von der Ampulle abgesetzt. Divertikel besteht aus einem dünn gestielten, ovalen oder kugligen Samenraume.

Sehr nahe steht diesen Formen die von den Viti-Inseln stammende *Ph. Godeffroyi* (Michlsn.), doch unterscheidet sich dieselbe durch den Besitz von zwei lateralen Darmblindsäcken.

### *Pheretima Houletti* (E. Perrier).

Diagnose. L. 85, D. 3,5 mm, Segmtz. 72. Graubraun, Gürtel dunkelbraun. Kopf epilobisch. Borstenketten dorsal und ventral kurz unterbrochen,  $aa = 2ab$ ,  $xx = 2yz$ , 49/IX, 42/XII, 50/XIX. Erster Rückenporus 7/8. Gürtel ringförmig, 14—16 (= 3), mit Borsten. Ein ♀ Porus auf 14. ♂ Poren in den siebenten Borstenlinien, dazwischen zehn Borsten. Drei Paar Samentaschen auf 6/7—8/9 in den neunten Borstenlinien, fast lateral. Pubertätspapillen fehlen. Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, 5/6—7/8, 10/11—13/14 (14/15) verdickt. Im 26. Segment zwei einfache Blindsäcke. Vier Paar Lateralherzen in 10—13. Zwei Paar Hoden und Samentrichter in je zwei ventral-median miteinander kommunizierenden Testikelblasen des 10. und 11. Segments; die hinteren Testikelblasen reichen bis an Dissepiment 10/11. Zwei Paar Samensäcke, mit ovalem Anhang. Drüsenteil der Prostaten in 16—19, fingerförmig gelappt. Mit Copulationstasche.

Ovarien und Eitrichter frei in 13. Samentaschen mit kugliger Ampulle, gleich langem Ausführungsgange und einem lang und dünn gestielten, kugligen Divertikel. Letzteres halb so lang wie die Haupttasche. An der Ausmündungsstelle der Samentaschen gestielte, kuglige Drüsen.

Fundnotiz: Fiji-Inseln, 3217. Dr. B. FRIEDLÄNDER. 22. X. 97.

Das eine mir vorliegende Exemplar, das der Berliner Sammlung gehört, ist gleichmäßig graubraun gefärbt, mit dunkelbraunem Gürtel, hat eine Länge von 85 mm, einen Dickendurchmesser von 3,5 mm und besteht aus 72 Segmenten.

Der Kopflappen reicht bis zur Mitte des 1. Segments.

Die Borstenketten sind dorsal und ventral kurz unterbrochen ( $aa = 2ab$ ,  $zz = 2yz$ ). Die Borsten sind an keinem Segment vergrößert und gleichmäßig weit voneinander entfernt. Ich zählte 49/IX, 42/XII, 50/XIX.

Der erste Rückenporus liegt in der Intersegmentalfurche 7/8.

Der Gürtel umfaßt die Segmente 14—16 (= 3) ringförmig. Auf allen 3 Segmenten sind die Borstenzonen als helle Linien zu erkennen, die Borsten selbst sind ventral auf dem 16. Segment etwas kräftiger entwickelt. Ob sie modifiziert sind, habe ich nicht feststellen können. Eine große quer-ovale weibliche Öffnung liegt ventral vor der Borstenzone des 14. Segments. Die beiden männlichen Poren sind als bogenförmige Schlitz auf kreisförmigen Wülsten in den siebenten Borstenlinien des 18. Segments zu erkennen; zwischen ihnen stehen 10 Borsten. Drei Paar große, quer-ovale Samentaschenporen liegen in den neunten Borstenlinien auf den Intersegmentalfurchen 6/7, 7/8 und 8/9, also etwas weiter auseinander als die männlichen Poren und fast lateral. Pubertätspapillen fehlen.

#### Innere Organisation.

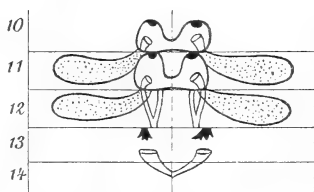
Die Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, 5/6—7/8 und 10/11 bis 13/14 sind verdickt; auch 14/15 ist noch etwas dicker als die folgenden.

Der Muskelmagen liegt im 8. und 9. Segment. Der Mitteldarm entspringt im 15. Segment und trägt im 26. Segment zwei einfache Blindsäcke.

Das Rückengefäß ist einfach und entsendet vom 7. bis zum 9. Segment dünne Gefäßschlingen. Vier Paar aus dem Supra-intestinalgefäß entspringende Lateralherzen liegen in den Segmenten 10—13.

Die Tiere sind plektonephridisch.

Von den Geschlechtsorganen (Textfig. 7) liegen zwei Paar in Testikelblasen eingeschlossene Hoden und Samentrichter im 10. und 11. Segment. Die Testikelblasen eines Segments sind ventral-median miteinander durch schmale Brücken verwachsen; diejenigen des 11. Segments reichen bis an das Dissepiment 10/11. Hinten kommunizieren sie mit zwei Paar im 11. und 12. Segment liegenden Samensäcken, die durch eine Längsfurche geteilt sind und am freien Ende einen ovalen Anhang tragen. Die auf den ventralen Flächen der Testikelblasen austretenden Samenleiter vereinigen sich im 12. Segment miteinander. Die in den Segmenten 16—19 liegenden Prostaten sind in zahlreiche fingerförmige Lappen geteilt, besitzen einen U-förmig gebogenen Ausführungsgang und eine kleine, auf das 18. Segment beschränkte Copulationstasche. Zwei Ovarien sitzen am Dissepiment 12/13; ihnen gegenüber liegen zwei Eitrichter, deren Eileiter im 14. Segment gemeinsam ausmünden. Drei Paar Samentaschen liegen in den Segmenten 7, 8 und 9. Jede besteht aus einer abgeplattet-kugligen Ampulle und einem ebenso langen Ausführungsgang, der vor seiner Ausmündung ein lang gestieltes, kugliges Divertikel trägt, dessen Stiel gerade oder wenig geschlängelt ist. Das Divertikel ist etwa halb so lang wie die Haupttasche. Mit den Samentaschen münden gleichzeitig eine oder mehrere gestielte, kuglige Drüsen aus.



Textfig. 7.

Obgleich das vorliegende Exemplar nicht vollkommen mit *Ph. Houletti* (E. Perrier) übereinstimmt, so habe ich es doch dieser Art zugerechnet, da die Unterschiede nicht wesentlicher Natur sind. Wenn sich bei einer Revision der PERRIERSchen Originale aber ergeben sollte, daß diese anders geformte Testikelblasen haben, so ist die obige Art mit ihr nicht zu identifizieren.

### *Pheretima hawayana* (Rosa).

Diagnose. L. 140—150, D. 3—4 mm, Segmtz. 86—92. Grau oder graubraun, Gürtel braun. Kopf epilobisch. Borsten auf 4—7,8 vergrößert, Ketten dorsal und ventral kurz unterbrochen, 20/IV, 22/V, 22 VI, 40/IX, 55/XVII, 64/XIX. Erster Rückenporus auf 10/11 oder 11/12. Gürtel ringförmig, 14— $\frac{1}{2}$ 16 oder  $\frac{3}{4}$ 14— $\frac{3}{4}$ 16 oder  $\frac{2}{3}$ 14— $\frac{2}{3}$ 16, meist mit 10—13 oder 5, 2 oder keinen Borsten auf 16. Ein ♀ Porus auf 14. ♂ Poren auf flachen Papillen,  $\frac{1}{4}$ u voneinander entfernt, dazwischen 14—16 Borsten. Drei Paar Samentaschenporen auf 5/6—7/8 in der Richtung der ♂ Poren. Ein bis vier Paar Geschlechtspapillen median von den Warzen mit den ♂ Poren und in schräger Richtung

hinter den Borsten, selten je ein Paar auf dem 7. und 8. Segment hinter den Borsten und in den Linien der Samentaschenporen. Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, 5/6—7/8, 10/11—13/14 verdickt. Im 26. oder 27. Segment zwei kurze, ventral mehr oder weniger stark gekerbte Blindsäcke. Drei Paar Lateralherzen in 11—13. Zwei Paar Hoden und Samentrichter in je zwei ventral-median miteinander kommunizierenden Testikelblasen des 10. und 11. Segments; die hinteren Testikelblasen reichen bis an Dissepiment 10/11. Zwei Paar kompakte Samensäcke in 11 und 12, rudimentäre in 13 und 14. Drüsenteil der Prostaten abgerundet-rechteckig, in 16, 17—21, 22. Copulationstaschen fehlen, an Stelle derselben gestielte Drüsen. Ovarien und Eitrichter frei in 13. Samentaschen mit ovaler Ampulle, längerem, dünnem Ausführungsgang und schlauchförmigem Divertikel mit terminalem Samenraume. Divertikel so lang oder kürzer als die Haupttasche.

Fundnotizen: Sandwich-Inseln. Oahu, Kakaako bei Honolulu 2990. Oahu, Honolulu 2992. 2995.

Samoa. Upolu, Apia. Nr. 3060. 3061. 3062.

Fiji-Inseln. Suva. Nr. 3216. 3217.

Dr. B. FRIEDLÄNDER.

Die im allgemeinen grau oder graubraun, dorsal dunkler, ventral heller gefärbten, violett schimmernden Tiere, deren Clitellum sich durch seine rotbraune oder braune Färbung abhebt, erreichen eine Länge von 140—150 mm und einen Dickendurchmesser von 3—4 mm. Ich zählte 86—92 Segmente.

Der Kopflappen teilt das 1. Segment bis zur Mitte; der Kopf ist also epilobisch.

Die Borsten auf den Segmenten 4—7 oder 8 oder einigen derselben sind vergrößert und in geringerer Zahl vorhanden, ich zählte nur 20/IV, 22/V, 22/VI, dagegen 40/IX, 55/XVII, 64/XIX. Bei andern Exemplaren fand ich auch schon auf dem 7. Segment 46 Borsten. Die Borstenketten sind vorn entweder dorsal oder ventral, hinten dorsal und ventral kurz und unregelmäßig unterbrochen.

Der erste Rückenporus liegt meist in der Intersegmentalfurche 10/11, vereinzelt auch erst 11/12.

Der Gürtel ist ringförmig und umfaßt die Segmente 14— $\frac{1}{2}$ 16 oder  $\frac{3}{4}$ 14— $\frac{3}{4}$ 16 oder  $\frac{2}{3}$ 14— $\frac{2}{3}$ 16. In den meisten Fällen trägt er ventral auf dem 16. Segmente deutlich erkennbare Borsten, etwa 10—13 Stück; doch fand ich auch nur fünf oder zwei und dann meist undeutliche Borsten. Bei einem Exemplare fehlten sie ganz. Eine unpaare weibliche Öffnung liegt ventral-median auf dem 14. Segmente. Die beiden männlichen Poren liegen auf niedrigen Papillen des 18. Segments, etwa  $\frac{1}{4}$  u voneinander entfernt; ich zählte dazwischen 14 oder 16 Borsten. Drei Paar Samentaschenporen auf den Intersegmentalfurchen 5/6, 6/7, 7/8 haben auf dem 5. und

6. Segmente, die weniger Borsten besitzen, nur sechs Borsten zwischen sich, dagegen auf dem 7. Segmente 12 oder 14 Borsten. Indessen liegen sie in gerader Linie hintereinander und mit den männlichen Poren. Geschlechtspapillen liegen jederseits medial von den Papillen mit den ♂ Öffnungen und dicht hinter der Borstenkette des 18. Segments in schräg nach hinten und innen gerichteter Anordnung und zwar schwankt die Zahl derselben jederseits zwischen eins bis vier. Bei zwei Exemplaren fand ich hier keine Papillen und bei einem nur drei in der ventralen Mittellinie.

Besonders möchte ich hier noch hervorheben, daß bei etwa 70 untersuchten Tieren die Papillen stets außerhalb und zwar medial von den nur schwach entwickelten Erhabenheiten mit den ♂ Poren liegen. Bei *Ph. Morrisi* liegen dagegen die ♂ Poren auf hohen warzenförmigen Papillen, die auf ihrer Spitze meist, wenn auch nicht immer, eine bis drei winzige Papillen tragen, während die übrigen Papillen nicht auf den Warzen liegen. *Ph. hawayana* besitzt auch in der Nähe der Samentaschenporen in seltenen Fällen Papillen; so fand ich je eine oder zwei Papillen hinter den Borstenzonen auf dem 7. und 8. Segment oder einem derselben in den Linien der Samentaschenporen, aber nie unpaare, ventral-median gelegene, die bei *Ph. Morrisi* fast immer vorhanden sind. Nicht minder bemerkenswert ist die Lage der Papillen zu den Borstenketten. Die Papillen auf den vorderen Segmenten (6.—8.) liegen bei *Ph. Morrisi* stets vor, bei *Ph. hawayana* stets hinter den Borstenketten; die Papillen auf dem 18. Segment haben bei *Ph. Morrisi* eine schwankende Lage zur Borstenkette, bei *Ph. hawayana* liegen sie fast immer hinter, höchstens in der Borstenkette des 18. Segments.

#### Innere Organisation.

Die Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, 5/6—7/8 und 10/11 bis 13/14 sind etwas verdickt.

Der Muskelmagen liegt hinter dem Dissepiment 7/8 im 8. und 9. Segment. Der Mitteldarm beginnt am Anfange oder in der Mitte des 15. Segments und trägt im 26. oder 27. Segment zwei kurze Blindsäcke, die am ventralen Rande mehr oder weniger deutliche und regelmäßige Einkerbungen zeigen.

Das Rückengefäß ist einfach und entsendet im 7.—10. Segment dünne Gefäßschlingen. Dicke, vom Supraintestinalgefäß entspringende Lateralherzen liegen in den Segmenten 11, 12, 13.

Von den Geschlechtsorganen (Textfig. 7) liegen zwei Paar

Hoden und Samentrichter in Testikelblasen eingeschlossen im 10. und 11. Segment. Die Testikelblasen eines Segments sind median miteinander durch schmale Brücken verwachsen und diejenigen des 11. Segments reichen bis an das Dissepiment 10/11, wo das hintere Paar der Hoden sitzt. Die vorderen Testikelblasen können beträchtlich größer sein als die hinteren. An die Testikelblasen setzen sich nach hinten die in den Segmenten 11 und 12 liegenden, großen, kompakten Samensäcke an, zu denen im 13. und 14. Segment liegende, an den Dissepimenten 12/13 und 13/14 sitzende rudimentäre Samensäcke kommen können. Die Samensäcke besitzen eine Längsfurche und am freien Ende ist ein kleines Stück abgeschnürt. Die auf den ventralen Flächen der Testikelblasen austretenden Samenleiter vereinigen sich im 12. Segment; bei einem Exemplar bildeten sie im 13. Segment wieder getrennte Kanäle und verliefen dann erst vom 14. Segment ab als unpaare Stränge bis zum 18. Segment, wo sie in die Ausführungsgänge der Prostaten eintreten. Die Prostaten bestehen aus einem großen abgerundet-rechteckigen, vom Rande aus gefurchten Drüsenteil, der die Segmente 16 oder 17—21 oder 22 durchzieht, und einem kurzen S-förmig gebogenen Ausführungsgang. Copulationstaschen fehlen. Dagegen erheben sich hier im 18. Segment nach innen hineinragende, große, eiförmige, gestielte Drüsen, welche den äußeren Geschlechtspapillen entsprechen. Zwei Ovarien ragen von den Dissepimenten 12/13 frei in das 13. Segment hinein; ihnen gegenüber liegen zwei Eitrichter, deren Eileiter im 14. Segment gemeinsam ausmünden. Drei Paar Samentaschen liegen in den Segmenten 6, 7 und 8. Jede besteht aus einer ovalen Ampulle und einem längeren, dünnen Ausführungsgang, der distal ein schlauchförmiges, am freien Ende blasenförmig erweitertes, zuweilen geschlängelt Divertikel trägt. Das ganze Divertikel ist ebenso lang oder kürzer als der Ausführungsgang der Haupttasche.

Nach MICHAELSEN (1, S. 271) soll *Ph. harwayana* (Rosa) gesonderte Testikelblasen haben. Aber in den bei dieser Art angegebenen Arbeiten von ROSA, BEDDARD und MICHAELSEN findet sich darüber keine andre Angabe, als daß die Samensäcke im 11. und 12., die Testikelblasen im 10. und 11. Segment liegen; es wird nicht erwähnt, ob die Testikelblasen getrennt sind oder miteinander kommunizieren. Da nun aber die von mir untersuchten Arten in allen übrigen Punkten mit den Beschreibungen, die die drei Autoren von *Ph. harwayana* geben, übereinstimmen, und von mir andererseits mit Sicherheit erkannt ist, daß bei den vorliegenden Regenwürmern die



Testikelblasen miteinander kommunizieren, so muß ich annehmen, daß in der MICHAELSENSCHEN Diagnose die betreffende Angabe auf einem Versehen beruht.

Die beiden von BEDDARD (3, S. 645) vereinigten Arten *Ph. hawayana* (Rosa) und *Ph. Morrisi* (Bedd.) lassen sich durch die folgenden Merkmale scharf voneinander unterscheiden.

1. *Ph. hawayana* (Rosa).

Drei Paar Samentaschenporen in 5/6, 6/7, 7/8.

Selten paarige oder einseitig unpaarige, aber nie ventral-mediane Geschlechtspapillen auf den Segmenten 7 und 8 oder einem derselben, stets hinter den Borstenketten. Meist je eine bis vier Geschlechtspapillen neben und schräg nach hinten und innen von den niedrigen papillenlosen Erhabenheiten, auf denen die ♂ Poren liegen, und zwar hinter der Borstenkette.

Testikelblasen eines Segments medial miteinander verwachsen.

2. *Ph. Morrisi* (Bedd.).

Zwei Paar Samentaschenporen auf 5/6 und 6/7.

Häufig je eine unpaare, ventral-mediane Papille auf den Segmenten 6, 7 und 8 oder einem derselben; dazu häufig noch ein Paar laterale auf Segment 7. Stets liegen diese Papillen vor den Borstenketten. Männliche Poren auf hohen Warzen, auf deren Spitzen meist eine bis drei sehr kleine Papillen liegen. Medial von ihnen oder vor und hinter ihnen je eine bis vier Papillen vor und hinter den Borsten. Auch auf dem 19. Segment kommen Papillen vor.

Testikelblasen gesondert.

*Pheretima halmaherae* (Michlson).

Diagnose. L. 140–250, D. 6–8 mm, Segmtz. 125. Rot- oder kastanienbraun. Kopf epilobisch. Borsten vorn etwas vergrößert, Borstenketten meist geschlossen, 45–50/V, 60/IX. Erster Rückenporus 12/13. Gürtel ringförmig, 14–16 (= 3), borstenlos. Ein ♀ Porus auf 14. ♂ Poren dicht neben der ventralen Medianlinie, dazwischen vier Borsten. In gleicher Lage zwei Paar Samentaschenporen auf 7/8 und 8/9. Je ein Paar Pubertätspapillen auf 17/18 vor den ♂ Poren und je ein Paar etwas medial davon vor den Borsten auf 17, 18, 19, in gleicher Richtung hinter den Borsten ein oder zwei Paar auf 18 und je ein Paar auf 19 und 20, je ein Paar in den Linien der ♂ Poren und vor und hinter den Borsten auf 17 und je ein Paar vor den Borsten auf 20 und 21. Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, 10/11–13/14 verdickt. Im 26. oder 27. Segment zwei Blindsäcke, nur ventral mit zahlreichen langen, fingerförmigen oder auch lateral mit stummelförmigen Aussackungen. Vier Paar Lateralherzen in 10–13. Zwei Paar Hoden und Samentrichter in je zwei ventral-median miteinander kommunizierenden Testikelblasen des 10. und 11. Segments; die hinteren Testikelblasen reichen bis an Dissepiment 10/11. Zwei Paar Samensäcke mit je einem knopf-

förmigen Anhang. Drüsenteil der Prostaten in 17— $\frac{1}{2}$  19, kreisförmig. Copulationstaschen fehlen. Ovarien und Eitrichter frei in 13. Samentaschen mit ovaler Ampulle, fast ebenso langem Ausführungsgange und schlauchförmigem Divertikel mit terminalem Samenraume. Divertikel etwas länger als die Haupttasche.

Ogleich diese Art sehr eingehend von MICHAELSEN (8, S. 208) beschrieben ist, und die mir vorliegenden Tiere ohne Zweifel dieser Species zuzuordnen sind, so halte ich es doch für nötig, eine hinreichende Charakterisierung der untersuchten Exemplare zu geben, da die Angaben MICHAELSENS mit den von mir gemachten Befunden in einem wesentlichen Punkte, nämlich der Ausbildung der vorderen männlichen Geschlechtsorgane nicht vollkommen übereinstimmen.

Herr Dr. HAHN sandte mir etwa 130 Stück, die aus der Gegend von Ralum auf Neu-Pommern stammen. Die Exemplare der Berliner Sammlung sind ebenfalls in der Nähe von Ralum von Herrn Prof. DAHL gesammelt. F. 1011. F. 1012.

Die im allgemeinen rot- oder kastanienbraun gefärbten Würmer erreichen eine Länge von 140—250 mm und einen Dickendurchmesser von 6—8 mm. Die Segmentzahl ist 125.

Der Kopflappen teilt das erste Segment bis zu einem Drittel.

Die Borsten sind am Vorderkörper etwas vergrößert. Die Borstenketten sind an einzelnen Ringen dorsal kurz unterbrochen. Ich zählte 45—50/V, 60/IX.

Den ersten Rückenporus fand ich in der Intersegmentalfurche 12/13.

Der Gürtel umfaßt die Segmente 14—16 (= 3) ringförmig und besitzt keine Borsten. Eine unpaare weibliche Öffnung liegt ventral-median auf dem 17. Segment. Die beiden männlichen Poren liegen vollkommen ventral, der Medianlinie sehr genähert, dicht hinter der Borstenzone des 18. Segments; zwischen ihnen stehen nur vier Borsten. Die gleiche Lage haben die beiden Paar Samentaschenporen in den Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9, sie liegen jederseits zwischen den Borsten *b* und *c*. Pubertätspapillen fand ich nur in der Umgebung der männlichen Poren in den folgenden Anordnungen: ein Paar auf Intersegmentalfurche 17/18 vor den ♂ Poren und hiervon etwas medial ein Paar vor den Borstenzonen des 17., 18. und 19. Segments, in gleicher Richtung hinter den Borstenzonen zwei Paar auf 18 und je ein Paar auf 19 und 20. Nicht immer sind alle diese Papillen ausgebildet, so findet man Exemplare mit je ein oder zwei Paar Papillen auf 17 oder 17 und 19. Bei

einem Stück lagen zwei Paar vor den Borstenzonen des 17. Segments und nur je eine Papille linksseitig in gleicher Lage auf 20, 21, 22. Die Papillen medial von den ♂ Poren auf Segment 18 scheinen am häufigsten zu fehlen.

### Innere Organisation.

Die Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, 10/11, 11/12 und 12/13 sind stärker, 13/14 schwächer verdickt.

Der Muskelmagen liegt hinter Dissepiment 7/8 im 8. und 9. Segment. Der Oesophagus ist im 11., 12., 13. Segment erweitert. Der Mitteldarm beginnt mit dem 15. Segment und trägt im 26. oder 27. Segment seitlich zwei Blindsäcke, die nur ventrale Aussackungen besitzen (MICHAELSEN 8, Taf. XIII, Fig. 8) oder bei den Exemplaren, welche Papillen nur auf dem 17. Segment haben, neben sehr langen, dichtgestellten, fingerförmigen ventralen auch lateral stummelförmige Aussackungen haben (MICHAELSEN 8, Taf. XIII, Fig. 10). Nach MICHAELSEN ist die erste Art als die typische *Ph. halmaherae*, die andre dagegen als var. *batjanensis* zu bezeichnen.

Das Rückengefäß ist einfach und entsendet im 5.—9. Segment je ein Paar dünne Gefäßschlingen, von denen das letzte sehr kurz ist und in die Wand des Magens, auf dem es liegt, eindringt. Vier Paar Lateralherzen entspringen im 10.—13. Segment aus dem Supraintestinalgefäß.

*Ph. halmaherae* ist plektonephridisch.

Von den Geschlechtsorganen (Textfig. 7) liegen zwei Paar Hoden und Samentrichter in Testikelblasen eingeschlossen im 10. und 11. Segment. Die beiden Testikelblasen eines Segments sind unter Verengung verwachsen und kommunizieren miteinander. Die hinteren Testikelblasen ragen vom Dissepiment 11/12 bis ans vorhergehende 10/11, wo die Hoden angewachsen sind. Zwei Paar Samensäcke sitzen als Fortsetzungen der Testikelblasen an den Dissepimenten 10/11 und 11/12 und ragen in die Segmente 11 und 12. Dorsal stoßen sie über dem Darm zusammen; ihr oberster Teil ist abgeschnürt und trägt terminal einen knopfförmigen Anhang. Die auf der ventralen Fläche der Testikelblasen austretenden Samenleiter vereinigen sich jederseits im 12. Segment zu einem unpaaren Kanal, der im 18. Segment an der Austrittsstelle des Ausführungsganges der Prostata in diesen einmündet. Der Drüsenteil der Prostaten ist nicht sehr groß und reicht von der Mitte des 17. bis zur Mitte des 19. Segments. Er ist kreisförmig, von seinem Rande aus

verlaufen Furchen nach der Mitte und an der ventral gerichteten Seite ist er tief ausgeschnitten. Hier entspringt der kurze, schwach S-förmig gebogene, dick-spindelförmige Ausführungsgang. Copulationstaschen fehlen. Ein Paar Ovarien ragt frei vom Dissepiment 12/13 ins 13. Segment; gegenüber liegen die beiden Eitrichter, deren Eileiter gemeinsam im 14. Segment ausmünden. Zwei Paar Samentaschen liegen in den Segmenten 8 und 9. Jede besteht aus einer ovalen Ampulle und einem fast ebenso langen, mittelstarken, scharf abgesetzten Ausführungsgange, der an seiner Ausmündungsstelle ein langes, dünn schlauchförmiges, an seinem Ende zu einem Samenraum erweitertes Divertikel trägt. Das Divertikel ist etwas länger als die Haupttasche.

Nach MICHAELSEN (1, S. 269 und 8, S. 214) soll *Ph. halmaherae* zwei Paar voneinander gesonderte Testikelblasen haben. Das stimmt mit meinen Befunden nicht überein, denn ich habe bei sorgfältigster Präparation deutlich die schmalen Verbindungsstellen der Testikelblasen eines Segments erkannt; besonders dann kann man sich hiervon überzeugen, wenn man die sämtlichen Testikelblasen und Samensäcke vorsichtig herauslöst und die ventrale Fläche mit der Lupe betrachtet. Es gelang mir auch, ein Paar Testikelblasen mit den zugehörigen Samensäcken herauszupräparieren, die dann eine zusammenhängende, halbkreisförmige Masse bildeten. Auch alle Versuche, die Testikelblasen eines Segments ohne Zerreißung zu trennen, mißlangen. Öffnet man die Verbindungsstelle, so gewahrt man gleichzeitig beide Samentrichter; auch ein Zeichen dafür, daß die Samensäcke ventral-median miteinander kommunizieren.

Nach der obigen Beschreibung stimmen aber die mir vorliegenden Tiere bis auf diesen einen Punkt vollkommen mit *Ph. halmaherae* überein. Ich muß also annehmen, daß MICHAELSEN die schmalen Verbindungsstellen, die ja leicht durch die übrigen Organe verdeckt werden und auch sehr leicht zerreißen, entgangen sind.

Die von mir geschilderten Verhältnisse gelten sowohl für die typische Art, wie auch für die var. *batjanensis*.

*Pheretima lauta* nov. spec.

Diagnose. L. 140, D. 8 mm, Segmtz. 135. Dorsal dunkelgraubraun, ventral und Borstenzonen heller. Kopf epilobisch. Borstenketten hinter dem Gürtel dorsal und ventral kurz unterbrochen, 69/IX, 80/XX. Erster Rückenporus 18/19. Gürtel ringförmig, 14—16 (= 3), borstenlos. Ein ♀ Porus auf 14. ♂ Poren auf flachen Papillen, dazwischen 18 Borsten (=  $\frac{1}{3}$  u). In gleicher Richtung zwei Paar Samentaschenporen auf 7/8 und 8/9. Geschlechtspapillen

fehlen. Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, 4/5—7/8, 10/11—13/14, besonders 6/7, 7/8, 10/11, 11/12 sind verdickt. Mitteldarm beginnt im 16. (nicht 15.) Segment und trägt im 27. Segment zwei Blindsäcke mit ventral gekerbten Rändern. Drei Paar Lateralherzen in 11—13. Zwei Paar Hoden und Samentrichter in je zwei ventral-median miteinander kommunizierenden Testikelblasen des 10. und 11. Segments; die hinteren Testikelblasen reichen bis an das Dissepiment 10/11. Drüsenteil der Prostaten klein, in 17 und 18, zweiteilig. Copulationstaschen fehlen. Ovarien an 12/13, etwas medial davon sind die Eileiter an 12/13 befestigt, deren kleine innere Öffnungen den Ovarien zugekehrt sind. Samentaschen mit ovaler Ampulle, ebenso langem Ausführungsgang und einem Divertikel, das aus einem dickeren schlauchförmigen Samenraum und einem seitlich entspringenden dünneren Ausführungsgang besteht. Das Divertikel ist länger als die Haupttasche.

Fundnotiz: China, Futschau. Konsul G. SIEMSEN.

Das dem Hamburger Museum gehörende Exemplar hat eine Länge von 140 mm bei einem Dickendurchmesser von 8 mm. Es ist also dick im Verhältnis zur Länge. Die Segmentzahl beträgt 135; die Segmente sind relativ sehr kurz, doch handelt es sich hierbei vielleicht nur um einen starken Kontraktionszustand.

Die Färbung ist dorsal dunkel-graubraun mit helleren Borstenzonen, ventral heller.

Der Kopflappen teilt das erste Segment bis zur Mitte.

Die Borsten stehen in Ketten, die dorsal und ventral hinter dem Gürtel kurz unterbrochen sind. Ich zählte 69 IX und 80 XX. Vorn sind sie nicht vergrößert.

Rückenporen sind vorhanden; ich fand den ersten in der Intersegmentalfurche 18/19.

Der Gürtel umfaßt die Segmente 14—16 (= 3) ringförmig und ist borstenlos. Ventral-median am 14. Segment liegt die unpaare weibliche Öffnung. Die beiden männlichen Poren liegen auf flachen Papillen des 18. Segments, durch 18 Borsten getrennt, etwa gleich  $\frac{1}{3}$  u. Die zwei Paar Samentaschenporen liegen in den Linien der männlichen Poren auf den Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9. Geschlechtspapillen fehlen.

### Innere Organisation.

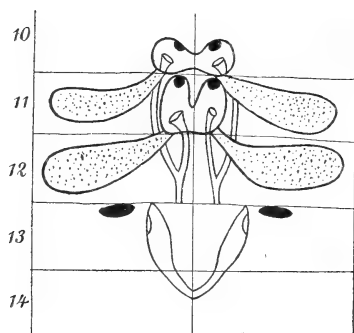
Die Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, 4/5—7/8 und 10/11—13/14 sind verdickt, besonders 6/7, 7/8, 10/11, 11/12.

Der große Muskelmagen liegt zwischen den Dissepimenten 7/8 und 10/11. Der Mitteldarm beginnt mit dem 16., nicht 15. Segment und trägt im 27. Segment lateral zwei Blindsäcke, deren ventrale Ränder eingekerbt sind.

Das Rückengefäß ist einfach. Aus ihm entspringen je ein Paar dünne Gefäßschlingen im 6., 7., 9. und 10. Segment; im 8. Segment fehlen dieselben; die Schlingen des 9. Segments sind nur sehr kurz, sie liegen auf dem Magen und treten in dessen Wand ein. Drei Paar vom Supraintestinalgefäß entspringende Lateralherzen finden sich im 11.—13. Segment.

Das Tier ist plektonephridisch.

Von den Geschlechtsorganen (Textfig. 8) liegen zwei Paar Hoden und Samentrichter in Testikelblasen eingeschlossen im 10. und 11. Segment. Die beiden Testikelblasen eines Segments stehen ventral-median unter Verengung miteinander in Verbindung, die einer Seite dagegen nicht. Die hinteren Testikelblasen reichen bis an das Dissepiment 10/11, wo die Hoden des 11. Segments sitzen, und sind größer als die vorderen. Zwei Paar kompakte, durch eine Längs- und mehrere Querrfurchen geteilte, den Darm umfassende Samen-



Textfig. 8.

säcke ragen von den Dissepimenten 10/11 und 11/12 in die Segmente 11 und 12 und kommunizieren mit den vorhergehenden Testikelblasen. Die beiden, aus den Testikelblasen entspringenden Samenleiter jeder Seite vereinigen sich im 12. Segment miteinander; der unpaare Kanal mündet da in den Ausführ-

ungsgang der Prostata, wo dieser aus dem Drüsenteil entspringt. Der Drüsenteil ist ziemlich klein, fein gekörnt, auf das 17. und 18. Segment beschränkt, durch eine in der Mitte verlaufende Querrfurch, die mit dem Dissepiment 17/18 zusammenfällt, in zwei Teile geteilt. Der stark S-förmig gebogene Ausführungsgang ist ebenso lang wie der Drüsenteil, anfangs (bis etwa  $\frac{1}{3}$  seiner Länge) dünn, erweitert sich dann aber sehr stark und verengt sich nur an seinem distalen Ende wieder etwas. Copulationstaschen sind nicht vorhanden. Vom Dissepiment 12/13 ragen zwei Ovarien frei in das 13. Segment hinein. Ventral-median von ihnen ziehen vom Dissepiment 12/13 durch das 13. Segment, das Dissepiment 13/14 durchsetzend und im 14. Segment gemeinsam ausmündend zwei Eileiter, deren innere Öffnungen unmittelbar neben den Ovarien liegen und deren vorderer, im 13. Segment liegender Teil ein größeres

Lumen besitzt, als der im 14. Segment befindliche. Zwei Paar Samentaschen münden in den Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9 aus. Das hintere Paar liegt im 9. Segment, das vordere aber nicht im 8., sondern vor Dissepiment 7/8 im 7. Segment. Jede besteht aus einer ovalen Ampulle und einem ebenso langen und kräftigen Ausführungsgange, an dessen distalem Ende ein Divertikel entspringt, das aus einem dünnen Ausführungskanale und einem längeren und dickeren, schlauchförmigen, ein- oder zweimal geknickten Samenraume besteht. Der Ausführungsgang mündet nicht terminal in den Samenraum des Divertikels, sondern seitlich, so daß ein dem Blinddarm ähnlicher Raum entsteht. Das Divertikel der vorderen Samentaschen war beträchtlich länger als die Haupttasche, das der hinteren dagegen kürzer.

Nach BEDDARDS Übersicht über die *Pheretima*-Arten würde die vorliegende Species der *Ph. aeruginosa* (Kinb.) am nächsten stehen.

Nach MICHAELSSENS Beschreibung (3, S. 434) der KINBERGSchen Originalstücke sind bei *Ph. aeruginosa* die Testikelblasen des 10. Segments vollständig voneinander getrennt, die des 11. Segments unter sich medial und mit den vorderen Samensäcken verwachsen. Das weicht von den oben dargestellten Verhältnissen wesentlich ab. Auch die Form der Samentaschen ist bei der neuen Art beträchtlich verschieden von derjenigen der *Ph. aeruginosa*. Mit der KINBERGSchen Art identifiziert BEDDARD auch die sehr große *Ph. musica* (Horst); es entsteht deshalb die Frage, ob meine Art nicht dieser Species zuzuordnen und dann doch als *Ph. aeruginosa* zu bezeichnen sei. Ich kann mich zu diesem Schritte jedoch nicht entschließen, ich glaube vielmehr, daß die über 500 mm lange *Ph. musica* als eine besondere Art beibehalten werden muß. Leider wissen wir von *Ph. musica* in bezug auf die Ausbildung der vorderen männlichen Geschlechtsorgane nur, daß sie zwei Paar Testikelblasen und zwei Paar Samensäcke besitzt. Ob diese wie bei *Ph. aeruginosa* (Kinb.) oder wie bei der neuen Species oder in ganz anderer Weise angeordnet sind, ist unbekannt. Es empfiehlt sich daher auch aus diesem Grunde, die *Ph. musica* (Horst) neben *Ph. aeruginosa* (Kinb.) als besondere Art bestehen zu lassen.

*Pheretima hesperidum* (Bedd.).

Diagnose. L. 85, D. 3,5 mm, Segmtz. 105. Farblos, Gürtel rotbraun. Kopf epilobisch. Borsten auf 3—9 etwas vergrößert und weitläufiger gestellt, 26/V, 30/VI, 60/XVII, Borstenketten dorsal und ventral kurz unterbrochen ( $zz = aa = 2ab$ ). Erster Rückenporus 11 12 oder 12 13. Gürtel ringförmig,

14—16 (= 3), borstenlos. Ein ♀ Porus auf 14. Zwei ♂ Poren auf niedrigen Papillen, dazwischen 16 Borsten. Zwei Paar Samentaschenporen auf 7/8 und 8/9 in den siebenten Borstenlinien. Geschlechtspapillen fehlen. Dissepimente 8,9 und 9/10 fehlen, 5/6 und 6/7 stark, 7/8, 10/11, 11/12 weniger stark, 12/13 wenig verdickt. Im 27. Segment zwei Blindsäcke, ventral oder auch dorsal gekerbt. Drei Paar Lateralherzen in 11—13. Zwei Paar Hoden und Samenrichter in je zwei ventral-median miteinander kommunizierenden Testikelblasen des 10. und 11. Segments; die hinteren Testikelblasen erreichen das Dissepiment 10/11 nicht ganz, sind mit ihm aber durch feine Ligamente verbunden. Zwei Paar gefurchte Samensäcke mit Anhangsblasen. Drüsenteil der Prostaten in 17—19, abgerundet-rechteckig bis halbkreisförmig. Copulationstaschen fehlen. Ovarien und Eitrichter frei in 13. Samentaschen mit ovaler Ampulle, etwa halb so langem Ausführungsgang und schlauchförmigem, zickzackförmig geschlängelter Divertikel, das terminal zu einem länglichen Samenraum erweitert ist. Divertikel ebenso lang oder kürzer als die Haupttasche.

Die von BEDDARD im Jahre 1896 beschriebene, von Hawaii stammende *Ph. sandvicensis* (4, S. 203) wurde von ihm 1900 (3, S. 633) zu seiner 1892 aufgestellten *Ph. hesperidum* (2, S. 169) gezogen. Daher habe ich diese letztere Bezeichnung auch den mir vorliegenden Tieren, die von demselben Fundorte stammen, gegeben.

Fundort: Sandwich-Inseln. Oahu, Honolulu. 2992. 2995.  
Dr. B. FRIEDLÄNDER.

Die Tiere, die dem Berliner Museum gehören, sind im allgemeinen farblos, nur der Gürtel ist rotbraun gefärbt. Die Länge beträgt 85 mm, der Dickendurchmesser  $3\frac{1}{2}$  mm und die Segmentzahl 105.

Der Kopflappen reicht bis über die Mitte des ersten Segments, der Kopf ist also epilobisch.

Die Borsten an den Segmenten 3—9 sind etwas vergrößert und weitläufiger gestellt. Ich zählte 26 am 5. und 30 am 6. Segment, dagegen etwa 60 am 17. Segment. Dorsal und ventral sind die Borstenketten etwas unterbrochen und zwar ist  $xx = aa = 2ab$ .

Der erste Rückenporus liegt auf der Intersegmentalfurche 11/12 oder auch erst 12/13.

Der Gürtel umfaßt die Segmente 14—16 (= 3) ringförmig und besitzt keine Borsten. Auf der vorderen Hälfte des 14. Segments liegt ventral eine unpaare weibliche Öffnung. Zwei große schlitzförmige männliche Poren liegen auf niedrigen Papillen des 18. Segments, zwischen ihnen stehen 16 Borsten. Zwei Paar Samentaschenporen sind in den siebenten Borstenlinien auf den Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9 erkennbar. Geschlechtspapillen fehlen.



### Innere Organisation.

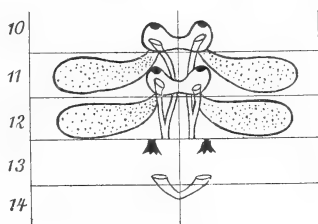
Die Dissepimente 5/6 und 6/7 sind stark, 7/8, 10/11, 11/12 weniger stark und 12/13 wenig verdickt; 8/9 und 9/10 fehlen.

Der Muskelmagen liegt in den Segmenten 8 und 9, hinter Dissepiment 7/8. Der Mitteldarm beginnt im 15. Segment und trägt im 27. Segment ein Paar Blindsäcke, deren ventraler oder dorsaler und ventraler Rand eingekerbt ist.

Das Rückengefäß ist einfach und entsendet im 7.—10. Segment je ein Paar dünne Gefäßschlingen. Die vom Supraintestinalgefäß entspringenden Lateralherzen liegen in den drei Segmenten 11—13. Bei zwei Exemplaren entsprang im 10. Segment eine starke Gefäßschlinge links aus dem Rückengefäß, rechts aus dem Supraintestinalgefäß.

*Ph. hesperidum* ist plektonephridisch.

Von den Geschlechtsorganen (vgl. Textfig. 9) liegen zwei Paar Hoden und Samentrichter in Testikelblasen eingeschlossen im 10. und 11. Segment. Die Testikelblasen eines Segments sind medial unter Verengung verbunden und kommunizieren miteinander; die des 11. Segments reichen nicht ganz an das Dissepiment 10/11, sind mit diesem aber durch feine Ligamente verbunden. Nach hinten schließen sich an sie zwei Paar Samensäcke, die von den Dissepimenten 10/11 und 11/12 in die Segmente 11 und 12 ragen, durch mehrere Längs- und Querfurchen geteilt sind und eine Anhangsblase besitzen. Die aus den Testikelblasen auf der ventralen Fläche entspringenden Samenleiter vereinigen sich jederseits im 12. Segment zu einem unpaaren Kanal, der im 18. Segment in den Ausführungsgang der Prostatadrüse eintritt und zwar an dessen Austrittsstelle aus dem Drüsenteil. Jede Prostata erstreckt sich über die Segmente 17—19, ist abgerundet rechteckig bis halbkreisförmig, von wenigen Furchen durchzogen und hat einen S-förmig gebogenen Ausführungsgang. Copulationstaschen fehlen. Ein Paar Ovarien ragt vom Dissepiment 12/13 frei in das 13. Segment hinein; ihm gegenüber liegen die Eitrichter, deren Eileiter im 14. Segment gemeinsam ausmünden. Zwei Paar Samentaschen liegen in den Segmenten 8 und 9. Jede besteht aus einer ovalen



Textfig. 9.

Ampulle, die zuweilen eine deutliche Ringelung zeigt, und einem kürzeren, etwa halb so langen Ausführungsgange, der an seiner Ausmündungsstelle ein schlauchförmiges, eng-zickzackförmig geschlängeltes Divertikel trägt, das an seinem freien Ende zum länglichen Samenraume erweitert ist. Das Divertikel ist kürzer oder ebenso lang als die Haupttasche.

Die vorstehend beschriebene Art habe ich mit *Ph. hesperidum* identifiziert, obgleich sie mit dieser in einem wesentlichen Punkte nicht übereinzustimmen scheint. Nach BEDDARDS Angaben in seiner Monographie (5, S. 415) und seiner Revision der *Pheretimen* (3, S. 633) liegen bei *Ph. hesperidum* in Übereinstimmung mit seiner Originalbeschreibung (2, S. 169) die Samentaschen im 7. und 8. Segment. Man müßte danach erwarten, daß die Samentaschenporen in den Intersegmentalfurchen 6/7 und 7/8 liegen. Das ist aber nicht der Fall, denn in der Originalbeschreibung heißt es: »There are two pairs of spermathecae, which lie in segments VII and VIII and open on the border line between segments VII/VIII and VIII/IX.« Nun ist es aber bekannt, daß in vielen Fällen bei allen möglichen *Pheretimen* die Samentaschen in den den Intersegmentalfurchen, auf denen sie ausmünden, vorausgehenden Segmenten liegen, und nicht, wie es normalerweise der Fall ist, in den nachfolgenden. Die Lage der Samentaschenporen ist sehr konstant, die der Samentaschen selbst bei ein und derselben Art im Bereiche eines Segments sehr variabel.

Ich nehme daher an, daß BEDDARD ein solcher Fall vorgelegen hat, daß also seine Angaben, die Samentaschen lägen im 7. und 8. Segment, die Samentaschenporen aber auf den Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9, richtig ist; nur mußte er dann in seiner Übersicht über die *Pheretima*-Arten die *Ph. hesperidum* unter der Gruppe mit zwei Paar Samentaschen in den Segmenten 8 und 9 und nicht 7 und 8 bringen. Im übrigen empfiehlt es sich, wie schon angedeutet, in erster Linie die Lage der Samentaschenporen als maßgebend zu betrachten.

Nun stellt BEDDARD (3, S. 633) auch *Ph. Löhri* (Michlson.), deren Samentaschenporen in den Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9 liegen, zu *Ph. hesperidum*. Es müssen dann auch die Samentaschenporen der letztgenannten Art dieselbe Lage haben. Wenn das richtig ist — und daran ist wohl nicht zu zweifeln — so stimmen die von mir untersuchten Tiere auch in diesem Punkte mit *Ph. hesperidum* überein. Mit BEDDARD bin ich der Meinung, daß *Ph. Löhri* zu *Ph. hesperidum* zu stellen ist, denn nach MICHAELSEN

(6, S. 13) stehen die Testikelblasen möglicherweise ebenfalls in Verbindung miteinander, nur scheinen die Verbindungsstellen bei dem untersuchten Tiere sehr dünn gewesen zu sein.

*Ph. hesperidum* steht der *Ph. aeruginosa* (Kinb.) in vieler Hinsicht nahe, unterscheidet sich aber doch wesentlich dadurch, daß, wie MICHAELSEN durch Untersuchung der KINBERGSchen Originale feststellen konnte, die Testikelblasen des vorderen Paares vollständig getrennt, während die des hinteren Paares unter sich und mit den ventralen Partien der vorderen Samensäcke verwachsen sind.

***Pheretima biserialis* (E. Perrier).**

Diagnose. L. 140–360, D. 3–5 mm, Segmtz. 170. Farblos, Gürtel rotbraun. Kopf prolobisch. Borsten vorn teilweise ungleich groß:  $a > b > c > d = e = f$ , in der Mitte  $a > b = c = d$ , Borstenketten ventral unterbrochen, Borsten  $a$  bilden zwei deutliche Längsreihen, vorn Distanz  $aa > ab > bc > cd = de = ef$ , in der Mitte  $aa > ab > bc = cd = de$ . Erster Rückenporus 11/12, 12/13. Gürtel ringförmig, 14–16 (= 3), borstenlos. Ein ♀ Porus auf 14. ♂ Poren auf kreisrunden Papillen, dazwischen zwölf Borsten. Zwei Paar Samentaschenporen auf 5/6 und 6/7. Je ein Paar Geschlechtspapillen wenig medial von den Linien der ♂ Poren auf 19–23 (= 5). Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, 5/6–7/8 sehr stark, 10/11, 11/12 etwas verdickt. Blindsäcke fehlen. Drei Paar Lateralherzen in 11–13. Zwei Paar Hoden und Samentrichter in je zwei ventral-median miteinander kommunizierenden Testikelblasen des 10. und 11. Segments; die hinteren Testikelblasen erreichen Dissepiment 10/11 nicht, sind mit ihm aber durch feine Ligamente verbunden. In denselben Segmenten (10 und 11) zwei Paar kompakte Samensäcke und in 12 und 13 rudimentäre. Drüsenteil der Prostaten abgerundet-rechteckig, in 16–19 (= 4), stark gefurcht. Copulationstaschen fehlen. Samentaschen mit birnförmiger, sich allmählich zum Ausführungsgang verdünnender Ampulle und gestieltem, kugeligem Divertikel. Letzteres ist fast halb so lang wie die Haupttasche.

Die dem Berliner Museum gehörenden Tiere tragen die Fundnotiz: Sandwich-Inseln. Oahu, Honolulu, 2989. Dr. B. FRIEDLÄNDER.

Die Länge der farblosen, nur am Gürtel rotbraun gefärbten, teilweise sehr stark ausgedehnten Tiere schwankt zwischen 140 bis 360 mm bei einem Dickendurchmesser von 3–5 mm. Das längste Exemplar besteht aus 170 Segmenten.

Der Kopflappen sendet keinen dorsalen Fortsatz in das erste Segment; der Kopf ist prolobisch.

Die Borsten sind im allgemeinen klein. Am Vorderkörper nehmen sie von der ventralen zur dorsalen Fläche an Größe allmählich ab, es ist also  $a > b > c > d = e = f \dots$  Am Mittelkörper sind nur die Borsten  $a$  etwas größer als die übrigen unter sich gleichen Borsten, also  $a > b = c = d \dots$  Während die Borsten-

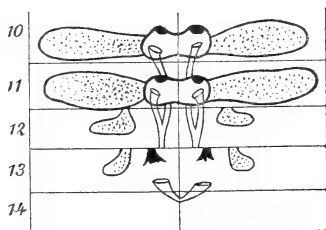
ketten dorsal überall geschlossen sind, sind sie ventral unterbrochen und zwar bilden die Borsten  $a$ , besonders hinter dem Gürtel, zwei regelmäßig verlaufende Reihen. Dabei ist vorn  $aa > ab > bc > cd = de$  usw., in der Mitte  $aa > ab > bc = cd = de$  usw.

Der erste Rückenporus liegt in der Intersegmentalfurche 11/12 oder 12/13.

Der Gürtel ist borstenlos, er umfaßt die Segmente 14—16 (= 3) ringförmig. Eine unpaare, punktförmige, von einem hellen Hofe umgebene weibliche Öffnung liegt ventral-medial auf Segment 14. Die beiden männlichen Poren liegen als halbkreisförmig nach außen gebogene Schlitz auf zwei kreisrunden Papillen des 18. Segments, zwischen denen etwa zwölf Borsten stehen. Die beiden Paar Samentaschenporen waren nicht zu erkennen, sie liegen jedenfalls auf den Intersegmentalfurchen 5/6 und 6/7. Bei allen neun Exemplaren fand ich regelmäßig angeordnete kreisrunde Geschlechtspapillen auf den Segmenten 19—23 (= 5). Jedes dieser Segmente trägt ventral zwei Papillen, die ein wenig ventral-medial von den Linien der männlichen Poren liegen.

### Innere Organisation.

Die Dissepimente 5/6, 6/7 und 7/8 sind sehr stark verdickt; sie umgeben als dicke Hülle den Schlundkopf und vordersten Teil des Oesophagus. Die Dissepimente 8/9 und 9/10 fehlen, während die beiden folgenden wieder wenig verdickt sind und dem Oesophagus sich dicht als Hülle anlegen.



Textfig. 10.

Der Muskelmagen liegt zwischen 7/8 und 10/11; der Mitteldarm beginnt mit dem 15. Segment und besitzt keine Blindsäcke.

Das Rückengefäß ist einfach und entsendet vom 7.—10. Segment je ein Paar dünne Gefäßschlingen. Die drei Paar kräftigen, vom Supraintestinalgefäß entspringenden Lateralherzen liegen im 11., 12., 13. Segment.

Die Tiere sind plektonephridisch.

Von den Geschlechtsorganen (Textfig. 10) liegen zwei Paar Hoden und Samentrichter in Testikelblasen eingeschlossen im 10. und 11. Segment. Die Testikelblasen eines Segments sind ventral-medial verbunden und kommunizieren miteinander, die hinteren ragen mehr oder weniger weit ins 11. Segment hinein und

sind durch zarte Ligamente mit dem Dissepiment 10/11 verbunden. Die auf den ventralen Flächen der Blasen entspringenden Samenleiter vereinigen sich jederseits im 12. Segment. In denselben Segmenten (10 und 11) setzen sich an die Testikelblasen zwei Paar kompakte Samensäcke an, von denen das hintere Paar größer ist als das vordere. Sie laufen lateral am Darm empor und stoßen dorsal aneinander. Kleinere, rudimentäre Samensäcke fand ich an den Dissepimenten 11/12 und 12/13 im 12. und 13. Segment. Alle diese Organe liegen dicht aneinander gepreßt und sind nicht leicht freizulegen. Die zwei Prostaten durchziehen die Segmente 16—19 (= 4). Sie sind von zahlreichen Furchen durchzogen und abgerundet-rechteckig; ihre muskulösen, U-förmigen Ausführungsgänge besitzen keine Copulationsaschen. Die Samenleiter treten unmittelbar an der Austrittsstelle aus den Drüsenteilen in die Ausführungsgänge ein. Zwei Paar Samentaschen liegen in den Segmenten 6 und 7. Jede besteht aus einer birnförmigen, sich allmählich zum Ausführungsgange verdünnenden Ampulle und einem an der Basis des letzteren entspringenden, kugligen, gestielten Divertikel. Das ganze Divertikel ist fast  $\frac{1}{2}$  so lang wie die Haupttasche.

*Pheretima helvola* nov. spec.

Diagnose. L. 80, D. 2,5 mm, Segmtz. 136—145. Gelblich, Gürtel intensiv gelb. Borstenketten ventral kurz unterbrochen, vor dem Gürtel 70—80 (80/VII), hinter ihm 30—40 (meist 35) Borsten. Erster Rückenporus 12/13. Gürtel ringförmig, 14—16 (= 3), mit Borsten. Zwei ♀ Poren auf 14. ♂ Poren auf kleinen Papillen nahe der ventralen Mittellinie, dazwischen zehn Borsten. In derselben Richtung je zwei querovale Geschlechtspapillen vor den Borsten der Segmente 17, 19—21, 22, 23. Vier Paar Samentaschenporen auf 5/6—8/9 dicht neben der ventralen Mittellinie. Dissepimente 5/6—7/8 stark verdickt, 8/9 dünn, 9/10 fehlt, 10/11 verdickt. Blindsäcke fehlen. Drei Paar Lateralherzen in 10—12. Ein Paar Hoden und Samentrichter in zwei ventral-median miteinander kommunizierenden, Dissepiment 10/11 nicht erreichenden Testikelblasen des 11. Segments. Ein Paar Samensäcke im 12. Segment. Drüsenteil der Prostaten klein, in 18 oder  $\frac{1}{n}$  17— $\frac{1}{n}$  19. Copulationstaschen fehlen. Ovarien und Eitrichter frei in 13. Samentaschen mit birnförmiger Ampulle, ebenso langem Ausführungsgang und kleinem, birnförmigem Divertikel.

Unter den von Herrn Dr. HAHN in der Umgebung von Ralum auf Neu-Pommern gesammelten Regenwürmern befanden sich Exemplare, die der *Ph. neoguineensis* (Michlson.) nahe stehen, jedoch nicht vollständig mit ihr übereinstimmen.

Die gelblich gefärbten Tiere haben eine Länge von 80 mm und einen Dickendurchmesser von  $2\frac{1}{2}$  mm. Die Segmentzahl beträgt 136 bis 145.

Die Form des Kopfes war nicht zu erkennen.

Die Borstenketten sind ventral kurz unterbrochen. Vor dem Gürtel bestehen sie aus 70 bis 80 (80/VII), hinter demselben nur aus 30 bis 40 (meist 35) Borsten. Die Borsten sind ornamentiert.

Der erste Rückenporus liegt auf der Intersegmentalfurche 12/13.

Der Gürtel, welcher sich durch seine intensivere gelbe Farbe deutlich abhebt, umfaßt die Segmente 14 bis 16 (= 3) ringförmig. Auf allen drei Segmenten trägt er Borsten und zwar etwa 30 Stück.

Ventral auf dem 14. Segment liegen dicht nebeneinander zwei weibliche Öffnungen auf einem gemeinsamen quer-ovalen Felde, das sich durch seine helle Färbung von dem gelben Gürtel scharf abhebt. Die beiden männlichen Poren liegen auf kleinen Papillen des 18. Segments und zwar nahe der ventralen Mittellinie; ich zählte zwischen ihnen zehn Borsten. In derselben Richtung liegen vor den Borstenketten paarige, flache, querovale Geschlechtspapillen auf den Segmenten 17, 19 bis 21 und undeutlich auf 22 und 23. Die vier Paar Samentaschenporen befinden sich auf den Intersegmentalfurchen 5/6 bis 8/9 dicht neben der ventralen Mittellinie, durch etwa sechs Borsten voneinander getrennt.

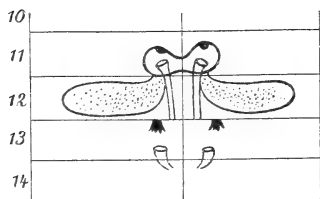
### Innere Organisation.

Die Dissepimente 5/6 bis 7/8 sind stark verdickt, 8/9 ist vorhanden, aber dünn, 9/10 fehlt, 10/11 ist verdickt.

Der Muskelmagen liegt im 8. und 9. Segment. Der Mitteldarm beginnt mit dem 15. Segment. Blindsäcke fehlen.

Die Tiere sind plektonephridisch.

Das Rückengefäß ist einfach. Drei Paar aus dem Supra-intestinalgefäß entspringende Lateralherzen liegen in den Segmenten 10, 11, 12.



Textfig. 11.

Von den Geschlechtsorganen (Textfig. 11) liegt ein Paar Hoden und Samentrichter in zwei ventral-median miteinander kommunizierenden, Dissepiment 10/11 nicht erreichenden Testikelblasen des 11. Segments. An letztere setzen sich zwei einfache, im 12. Segment liegende Samensäcke

an, und aus ihnen entspringt jederseits ein Samenleiter. Die Prostaten bestehen aus einem kleinen, fast ganz auf das 18. Segment

beschränkten, abgerundeten und gelappten Drüsenteil und einem geknickten Ausführungsgang. Copulationstaschen fehlen. Zwei Ovarien ragen vom Dissepiment 12/13 ins 13. Segment hinein; ihnen gegenüber liegen zwei Eitrichter, deren Eileiter im 14. Segment getrennt ausmünden. Die vier Paar Samentaschen sitzen ventral in den Segmenten 6—9. Jede besteht aus einer birnförmigen Ampulle und einem ebenso langen, scharf abgesetzten Ausführungsgang, der an seinem distalen Ende ein kleines birnförmiges Divertikel trägt.

*Ph. neoguineensis* (Michlson.) unterscheidet sich von dieser Art durch die beträchtlichere Größe (140—150 mm lang und 8—9 mm dick), die größere Borstenzahl hinter dem Gürtel (65/XIX), das Fehlen der Pubertätspapillen, den Besitz von drei Paar Lateralherzen im 11.—13. Segment; außerdem ist bei ihr nur eine einzige weibliche Öffnung vorhanden und der Ausführungsgang der Samentasche von der Ampulle nicht scharf abgesetzt. Sind diese Unterschiede auch nicht ausschlaggebender Natur, so habe ich doch eine neue Art aufgestellt, da möglicherweise die Testikelblasen von *Ph. neoguineensis* eine andre Anordnung besitzen.

*Ph. pacifica* (Bedd.), *Ph. papua* (Rosa) und *Ph. spectabilis* (Rosa), die noch in Betracht kommen könnten, unterscheiden sich von dieser neuen Art schon durch den Besitz von Darmblindsäcken.

### *Pheretima bipapillata* nov. spec.

Diagnose. L. 40—50, D. 3 mm, Segmtz. 60. Dorsal dunkelbraun oder rötlich-violett, Gürtel gelb. Borstenketten geschlossen, 50/VIII, 55/XX. Erster Rückenporus 12/13. Gürtel ringförmig, 14— $1\frac{1}{2}$ 16 (= 2 $\frac{1}{2}$ ), mit Borsten. Ein ♀ Porus auf 14. ♂ Poren auf kleinen Papillen, dazwischen neun Borsten. Vier Paar Samentaschenporen auf 5, 6—8, 9, dazwischen zwölf Borsten. Ventral-median vor den Borsten der Segmente 12, 13, 17, 20—22 unpaare, quer-ovale Geschlechtspapillen, die je zwei kleinere Papillen tragen. Dissepimente 5/6—7/8 stark verdickt, 8/9 dünn, 9/10 fehlt, 10/11 stark, 11/12—13/14 wenig verdickt. Im 21. Segment zwei einfache Blindsäcke. Drei Paar Lateralherzen in 11—13. Ein Paar kompakte Samensäcke im 12. Segment, ein Paar Hoden und Samentrichter. Drüsenteil der Prostata in 16—20, reich gelappt. Ovarien und Eitrichter frei in 13. Samentaschen mit ovaler, sich allmählich zum Ausführungsgang verdünnender Ampulle und einem dünngestielten kugeligen Divertikel. Letzteres halb so lang wie die Haupttasche.

Unter den mir von Herrn Dr. HAHN gesandten Regenwürmern aus der Umgebung von Ralum auf Neu-Pommern befand sich ein Stück dieser neuen Art. Das Berliner Museum besitzt mehrere Exemplare mit den Fundnotizen: Ralum, im ersten Waldtale unter dichtem

Laubdach ausgegraben. 28. 9. 96. 2981. — Ralum. 9. 8. 96. F. 1021.  
— Prof. DAHL.

Die Tiere sind dorsal dunkelbraun oder rötlich violett, ventral heller gefärbt, haben eine Länge von 40 bis 50 mm, einen Dicken-durchmesser von 3 mm und bestehen aus 60 Segmenten.

Die Form des Kopflappens konnte ich nicht erkennen.

Die Borsten sind ornamentiert und stehen in geschlossenen Ketten. Ich zählte etwa 50/VIII, 55/XX.

Der erste Rückenporus liegt auf der Intersegmentalfurche 12/13.

Der Gürtel hebt sich durch seine gelbe Farbe deutlich ab und umfaßt die Segmente 14 bis  $\frac{1}{2}16$  ( $= 2\frac{1}{2}$ ) ringförmig. Das 16. Segment trägt die ganze Borstenkette. Eine einzige ventral-mediane weibliche Öffnung liegt auf dem 14. Segment und ist von einem hellen Hofe umgeben. Die beiden männlichen Poren liegen auf kleinen Papillen des 18. Segments; zwischen ihnen stehen neun Borsten. Bei einem Exemplar sind diese Papillen durch einen schmalen drüsigen Wulst miteinander verbunden. Etwas lateral von ihnen liegen auf den Intersegmentalfurchen 5/6 bis 8/9 die vier Paar Samentaschenporen, zwischen denen zwölf Borsten stehen. Ventral-median liegen vor den Borsten der Segmente 12, 13, 17, 20, 21 und 22 je zwei quer-ovale, augenförmige Papillen unmittelbar nebeneinander, die von einem gemeinsamen, quer-ovalen Drüsenhofe umschlossen sind. Es sind also große, unpaare, quer-ovale Geschlechtspapillen mit je zwei kleineren, quer-ovalen Papillen.

#### Innere Organisation.

Von den Dissepimenten sind 5/6 bis 7/8 stark verdickt, 8/9 vorhanden, aber dünn, 9/10 fehlt, 10/11 stark und 11/12 bis 13/14 wenig verdickt.

Der Muskelmagen liegt im 8. und 9. Segment. Der Mitteldarm beginnt im 15. Segment und trägt im 21. Segment zwei kurze, dünne, einfache Blindsäcke. Bei einem Exemplar reichte der Blind-sack der einen Seite bis ins 17. Segment, während der der andern Seite auf das 21. Segment beschränkt war.

Das Rückengefäß ist einfach. Drei Paar aus dem Supra-intestinalgefäß entspringende Lateralherzen liegen in den Segmenten 11 bis 13.

Die Tiere sind plektonephridisch.

Von den Geschlechtsorganen, die schon stark erweicht



waren, konnte ich folgendes feststellen. Ein Paar kompakte Samensäcke liegt im zwölften Segment. Bei der Untersuchung der losgelösten Säcke erkannte ich unter dem Mikroskop in ihnen auch je ein Paar Hoden und Samentrichter. Es scheinen diese also in die ventralen Partien der Samensäcke eingeschlossen zu sein. Die beiden, relativ großen Prostaten reichen vom 16. bis 20. Segment und stoßen dorsal nahe aneinander. Der Drüsenteil ist vielfach, zum Teil fingerförmig gelappt; der Ausführungsgang ist kurz, dünn und fast gerade. Copulationstaschen fehlen. Zwei Ovarien ragen vom Dissepiment 12/13 ins 13. Segment; ihnen gegenüber liegen die Eitrichter, deren Eileiter im 14. Segment gemeinsam ausmünden. Jede der vier Paar, in den Segmenten 6 bis 9 gelegenen Samentaschen besteht aus einer ovalen, sich allmählich zum Ausführungsgange verdünnenden Ampulle und einem etwas unterhalb der Mitte entspringenden, dünnen, schlauchförmigen Divertikel, das terminal zu einem fast kugeligen Samenraum erweitert ist. Das Divertikel ist halb so lang wie die Haupttasche.

Die vorliegende Art steht unter den übrigen von Neu-Guinea her bekannten *Pheretima*-Arten mit ein Paar Samensäcken und vier Paar Samentaschen der *Ph. pacifica* (Bedd.) sehr nahe, unterscheidet sich aber von ihr durch mehrere Merkmale, die mich veranlassen, sie als selbständige Species anzusehen. So durch die Form der Papillen, welche bei *Ph. pacifica* zwar dieselbe Lage haben, aber von MICHAELSEN (1, S. 269) nur als quer-gestreckte Pubertätspapillen bezeichnet werden und nicht den oben beschriebenen Bau zu besitzen scheinen. (Die BEDDARDSche Originalbeschreibung steht mir leider nicht zur Verfügung.) Das Dissepiment 9/10, welches bei der neuen Art fehlt, ist bei *Ph. pacifica* vorhanden und stark verdickt. Die letzten Herzen liegen bei der BEDDARDSchen Art im 12., bei der meinigen im 13. Segment. Bei *Ph. pacifica* ist das Divertikel der Samentasche einfach schlauchförmig, bei der neuen Species dagegen in einen kugeligen Samenraum und dünnen Ausführungsgang gesondert, und während bei dieser die Samensäcke einfach und kompakt sind, sind sie bei jener traubig.

#### Einige Bemerkungen zur Gattung *Pheretima*.

Die Arten der Gattung *Pheretima* zeigen in allen ihren Organen eine außerordentlich starke Variabilität, und es ist daher nicht zu verwundern, daß bei der sehr großen Anzahl von Species in den Beschreibungen der Autoren sich manche Widersprüche finden, daß

manche Art als neu bezeichnet wurde, die später einer bereits bekannten zugeordnet werden mußte, und daß anderseits verschiedene Species identifiziert wurden, die dann bei einer Revision wieder voneinander getrennt werden mußten.

# I. Über die Geschlechtsorgane der Gattung *Pheretima*.

Durch die Arbeit von BEDDARD: »A Revision of the Earthworms of the Genus *Amyntas* (*Perichaeta*)« ist unsre Kenntnis der systematischen Stellung der *Pheretima*-Arten wesentlich gefördert, aber einen Abschluß bedeutet sie noch nicht. Wie ich oben gezeigt habe, sind von BEDDARD Arten zusammengezogen, die unzweifelhaft getrennt werden mußten, da meine Untersuchungen der vorderen männlichen Geschlechtsorgane manche Verschiedenheit ergaben. Auf das Verhalten dieser Organe, besonders der Testikelblasen, hat zuerst MICHAELSEN aufmerksam gemacht und betont, daß uns in erster Linie die genaue Kenntnis der vorderen männlichen Geschlechtsorgane zu einem sicheren Urteil über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Species führen würde. Ich habe daher bei meinen Untersuchungen auf diesen Punkt besonders geachtet, an einer größeren Anzahl von Exemplaren die Verhältnisse zu erkennen versucht und die Beobachtungen durch schematisch gehaltene Figuren in der obigen Beschreibung erläutert. Hierbei möchte ich noch besonders betonen, daß man nur in wenigen Fällen die einzelnen Teile der Organe so scharf voneinander getrennt findet, wie es nach den Textfiguren den Anschein haben könnte; meist liegen dieselben nämlich eng aneinander gepreßt und häufig werden sie durch Bindegewebe zusammengehalten, so daß man sie nur durch sehr vorsichtige Präparation lockern kann.

Was nun die Textfiguren anlangt, so will ich noch bemerken, daß ich die Samensäcke gleichmäßig dargestellt habe, da es sich hier weniger um die Form und das Aussehen dieser Organe, als vielmehr um das Verhalten der Testikelblasen zueinander handelt. Außerdem habe ich mit Rücksicht auf die Figuren die *Pheretima*-Arten so angeordnet, daß in ihnen eine besondere, zusammenhängende Reihenfolge zum Ausdruck kommt, die hier zunächst erörtert werden soll.

Als ursprüngliche Ausbildung der Testikelblasen wollen wir das in den Textfig. 1 und 2 dargestellte Verhalten annehmen, das in der vollständigen Trennung der beiden Paar Testikelblasen voneinander besteht. Ob dabei, wie Fig. 1 angibt, die Testikelblasen im 11. Seg-

ment das Dissepiment 10/11 erreichen oder nur, wie Fig. 2 andeutet, mehr oder weniger weit frei ins 11. Segment hineinragen und mit dem Dissepiment 10/11 durch sehr zarte, in den schematisch gehaltenen Figuren nicht dargestellte Ligamente in Verbindung stehen, scheint mir nicht von besonderer Wichtigkeit zu sein. Ich habe nicht mit Sicherheit feststellen können, ob dies verschiedene Verhalten bestimmten Artcharakter hat oder individuellen Schwankungen unterliegt. Diese Art der Ausbildung der Testikelblasen habe ich bei *Ph. recta* (Rosa), *Ph. Morrisi* (Bedd.), *Ph. Hahli* nov. spec. und *Ph. Perkinsi* (Bedd.) beobachtet.

Denken wir uns nun, daß das vordere Paar der Testikelblasen mit den zugehörigen Samensäcken schwindet, so bekommen wir ein Verhalten, wie ich es in Fig. 3 von *Ph. Dahli* nov. spec. dargestellt habe.

Nun kann aber eine Verschmelzung der hintereinander liegenden Testikelblasen und Reduktion auf ein Paar eintreten. *Ph. montana* (Kinb.), Textfig. 4, zeigt noch die normale Lage der Testikelblasen im 10. und 11. Segment. Bei *Ph. capensis* (Horst), Textfig. 5, ist dagegen das vordere Paar der Testikelblasen mit den Hoden und Samentrichtern in das 11. Segment gerückt, so daß die beiden Paare jederseits eine einzige Blase mit je zwei Paar Hoden und Samentrichtern im 11. Segment bilden. An ihnen kann man äußerlich an einer schwachen Einschnürung erkennen, daß sie aus je zwei Testikelblasen hervorgegangen sind. Kommt nun das eine Paar Hoden und Samentrichter in Wegfall, so entsteht eine Form, wie wir sie bei *Ph. Sedgwicki* (Benham) und *Ph. Sedgwicki* (Benham) var. nov. *ablata* kennen gelernt haben, und die die Textfig. 6 darstellt. Hier gehen die Testikelblasen ohne scharfe Abgrenzung seitlich und nach hinten in die Samensäcke über. Jederseits liegt dann eine zusammenhängende, U-förmige Masse von Samensäcken, in deren ventralen Partien des 11. Segments je ein Paar Hoden und Samentrichter eingeschlossen ist.

Die übrigen Figuren 7 bis 11 stellen anderseits die Verschmelzung der Testikelblasen je eines Segments in ventralmedianer Richtung, die Reduktion auf ein Paar und die Verschiebung der Samensäcke dar. Bei *Ph. halmaherae* (Michlsn.), *Ph. harwayana* (Rosa), *Ph. Houletti* (E. Perrier), *Ph. lauta* nov. spec. und *Ph. hesperidum* (Bedd.) liegen, wie die Textfig. 7, 8 und 9 demonstrieren, die ventral verbundenen Testikelblasen im 10. und 11. und die Samensäcke im 11. und 12. Segment. Die Testikelblasen des 11. Segments reichen entweder bis an das Dissepiment 10/11 oder sie ragen mehr oder weniger weit ins

11. Segment hinein und sind durch sehr dünne Ligamente mit dem Dissepiment 10/11 verbunden. Bei *Ph. biserialis* (E. Perrier) liegen, wie Fig. 10 zeigt, die ventral verschmolzenen Testikelblasen gleichfalls in den Segmenten 10 und 11; aber in denselben Segmenten sitzen an ihnen die großen Samensäcke, während kleinere im 12. und 13. Segment vorkommen. Bei *Ph. helvola* nov. spec., Fig. 11, ist das vordere Paar Testikelblasen und Samensäcke geschwunden, so daß hier ein Paar dieser Organe im 11. bzw. 12. Segment liegt.

Auch die Ausbildung der weiblichen Geschlechtsorgane verdient eine sorgfältigere Beachtung, als es bislang geschehen ist. Meist ragen die am Dissepiment 12/13 sitzenden Ovarien frei in das Segment 13 hinein und ihnen gegenüber liegen zwei freie Eitrichter, deren Eileiter entweder getrennt (Fig. 11) oder gemeinsam (Textfig. 1—5, 7, 9, 10) ausmünden. Bei *Ph. lauta* nov. spec. sitzen zwar die Ovarien auch frei am Dissepiment 12/13, aber die ausführenden Organe stellen zwei Schläuche dar, welche unmittelbar neben den Ovarien am Dissepiment 12/13 befestigt sind, an diesem Ende und auf der den Ovarien zugekehrten Seite die kleinen Eitrichteröffnungen haben und im 14. Segment gemeinsam ausmünden. Ein Schritt weiter in dieser Entwicklung führt uns zu der Ausbildung dieser Organe bei *Ph. Sedgwicki* (Benh.) und ihrer var. nov. *ablata*. Hier sitzen ebenfalls die Ovarien am Dissepiment 12/13, sind aber in den oberen Teil der schlauchförmigen, am Dissepiment 12/13 befestigten Eileiter, die im 14. Segment getrennt ausmünden, eingeschlossen; Eitrichter fehlen hier natürlich.

## II. Die *Pheretima*-Arten von Neu-Guinea und dem Bismarck-Archipel.

Nach MICHAELSEN ist als das Hauptquartier der Gattung *Pheretima* der Malaiische Archipel anzusehen. Westwärts dehnt es sich in einzelnen, wahrscheinlich sehr alten Arten über Ceylon nach dem Madagassischen Archipel aus, während es nördlich einerseits in Asien bis Tibet und China reicht, anderseits die Philippinen, Formosa und Japan umfaßt. Ostwärts gehören zu ihm noch Neu-Guinea und der Bismarck-Archipel. Nach Süden ist die Grenze unsicher, denn es ist fraglich, ob Australien mit einer einzigen, bis jetzt hier als endemisch bekannten Art diesem Gebiete zuzurechnen ist.

Von besonderem Interesse scheint für die geographische Verbreitung der Gattung der östliche Bezirk, Neuguinea und Bismarck-Archipel zu sein. Die folgende Zusammenstellung gibt eine

Übersicht über die dort gefundenen Arten, die ich nach der Anzahl ihrer Samensäcke bzw. Testikelblasen geordnet habe.

a) Drei Paar Samensäcke in den Segmenten 10—12.

*Ph. solomonis* (Bedd.).

Verbreitung: Salomons-Inseln und Neu-Guinea.

b) Zwei Paar Samensäcke im 11. und 12. Segment.

*Ph. halmaherae* (Michlson.), nebst 13 subspec.

Verbreitung: Celebes, Djampeah-Inseln, Molukken, Neu-

*Ph. novaebritannicae* (Benh.). [Pommern.

Verbreitung: Neu-Pommern.

*Ph. montana* (typica) Kinb.

Verbreitung: Tahiti, Upolu, Viti-Inseln, Neu-Pommern, Neu-Kaledonien, Loyalty-Inseln, Neu-Hebriden.

*Ph. Arthuri* (Benh.).

Verbreitung: Neu-Guinea.

*Ph. Hahli* nov. spec.

Verbreitung: Neu-Pommern.

*Ph. Sedgwicki* (Benh.).

Verbreitung: Neu-Pommern.

c) Ein Paar Samensäcke im 12., bzw. ein Paar Testikelblasen im 11. Segment.

*Ph. Forbesi* (Bedd.).

Verbreitung: Neu-Guinea.

*Ph. neoguinensis* (Michlson.).

Verbreitung: Neu-Guinea.

*Ph. Loriae* (Rosa).

Verbreitung: Neu-Guinea und Salomons-Inseln.

*Ph. papua* (Rosa).

Verbreitung: Neu-Guinea.

*Ph. pacifica* (Bedd.).

Verbreitung: Neu-Pommern.

*Ph. spectabilis* (Rosa).

Verbreitung: Neu-Guinea.

*Ph. bipapillata* nov. spec.

Verbreitung: Neu-Pommern.

*Ph. Dahli* nov. spec.

Verbreitung: Neu-Pommern.

*Ph. helvola* nov. spec.

Verbreitung: Neu-Pommern.

Wie aus der Liste ersichtlich ist, gehören von den in diesem Bezirke gefundenen 16 Arten neun Species zur Gruppe derjenigen Pheretimen, welche nur ein Paar Testikelblasen im 11., bzw. ein Paar Samensäcke im 12. Segment haben. Außerhalb dieses Gebietes ist bislang keine Art bekannt geworden, die dieselbe Zahl und Lage der männlichen Geschlechtsorgane besitzt. Zwar haben auch *Ph. densipapillata* (Michlsn.) und *Ph. pataniensis* (Michlsn.) von den Molukken ein Paar Testikelblasen und Samensäcke, doch liegen diese Organe im 10. und 11. Segment.

An diese eng umschriebene Gruppe reiht sich ohne Zwang noch *Ph. Sedgwicki* (Benh.) mit ein Paar Testikelblasen im 11. und zwei Paar Samensäcke im 11. und 12. Segment an. Doch hat sie anderseits eine größere Verbreitung gewonnen, da sie in einer Varietät auf Samoa und den Tonga-Inseln vorkommt.

Von den übrigen Arten mit zwei Paar Samensäcken scheidet *Ph. montana* Kinb. als sehr weit verbreitete, peregrine Art vorläufig aus. Doch scheint ihr Vorkommen auf Neu-Pommern und die Tatsache, daß ein Teil der ihr am nächsten verwandten Formen, nämlich *Ph. Arthuri* (Benh.) und *Ph. Hahli* nov. spec., bislang nur in diesem Gebiete gefunden ist, darauf hinzudeuten, daß die Urheimat dieses Formenkreises der Bismarck-Archipel ist. *Ph. novaebritannicae* (Bedd.) ist bislang nur auf Neu-Pommern gefunden, während *Ph. halmaherae* (Michlsn.) mit ihren 13 Varietäten aus dem Centrum des Hauptquartiers der Gattung *Pheretima* und zwar von Celebes, Djampeah-Inseln (südl. von Celebes) und Molukken, stammt, so daß ihr Vorkommen bei Ralum als ein weit vorgeschobener Posten innerhalb des Verbreitungsgebietes der Gattung betrachtet werden muß.

Schließlich weist das gleichzeitige, endemische Vorkommen von *Ph. solomonis* (Bedd.) und *Ph. Loriae* (Rosa) auf Neu-Guinea und den Salomons-Inseln darauf hin, daß die letzteren noch zum Hauptquartier der *Pheretima*-Arten gehören und vielleicht die äußerste östliche Grenze des Bezirks bilden.

### III. *Pheretima*-Arten der übrigen Südseeinseln.

#### Neu-Hebriden:

*Ph. esafatae* (Bedd.).

Ist vielleicht eine endemische Art.

*Ph. montana* Kinb.

Peregrin.

*Ph. upoluensis* (Bedd.).

Auch auf Samoa gefunden; peregrin.

## Loyalty-Inseln:

*Ph. montana* Kinb.

Peregrin.

## Fidschi-Inseln:

*Ph. Godeffroyi* (Michlsn.).

Endemisch? Bisher nur hier gefunden.

*Ph. hawayana* (Rosa).

Peregrin.

*Ph. Houletti* (E. Perrier).

Peregrin.

*Ph. montana* Kinb.

Peregrin.

## Marianen:

*Ph. aeruginosa* (Kinb.)

Endemisch? Bisher nur hier gefunden.

## Marschall-Inseln:

*Ph. recta* (Rosa).

Peregrin. Vgl. Tonga-Inseln.

## Tonga-Inseln:

*Ph. Sedgwicki* (Benh.) var. nov. *ablata*.

Endemisch? Vgl. Samoa-Inseln.

*Ph. recta* (Rosa).

Peregrin. Vgl. Marschall-Inseln.

## Samoa-Inseln:

*Ph. Sedgwicki* (Benh.) var. nov. *ablata*.

Endemisch? Vgl. Tonga-Inseln.

*Ph. hawayana* (Rosa).

Peregrin.

*Ph. montana* Kinb.

Peregrin.

*Ph. upoluensis* (Bedd.).

Peregrin.

## Tahiti:

*Ph. montana* Kinb.

Peregrin.

*Ph. taitensis* (Grube).

Bisher nur hier gefunden; indes zweifelhafte Art.

## Hawaii-Inseln:

*Ph. hawayana* (Rosa).

Peregrin.

*Ph. heterochaeta* (Michlsn.).

Peregrin.

*Ph. hesperidum* (Bedd.).

Peregrin.

*Ph. peregrina* (Fletch.).

Peregrin.

*Ph. Schmardae* (Horst).

Peregrin.

*Ph. biserialis* (E. Perrier).

Peregrin.

*Ph. Morrisi* (Bedd.).

Peregrin (Kewgardens).

*Ph. Perkinsi* (Bedd.).

Peregrin (Ceylon).

Betrachten wir diese Liste im Anschluß an das vorher erörterte östliche Hauptquartier der *Pheretima*-Arten, so fällt es auf, daß auf den an die Salomons-Inseln sich anschließenden Inseln neben vorwiegend peregrinen Formen vereinzelte endemische vorzukommen scheinen. So ist vielleicht die neben den beiden peregrinen Arten auf den Neu-Hebriden gefundene *Ph. esafatae* (Bedd.) als endemisch zu betrachten und von den vier Arten auf den Fidschi-Inseln scheint ebenfalls eine Species, nämlich *Ph. Godeffroyi* (Michlsn.) hier endemisch zu sein.

Alle übrigen hier in Betracht kommenden Inseln der Südsee haben — soweit sie durchforstet sind — vorwiegend, vielleicht ausschließlich, peregrine Formen. Zwar ist *Ph. aeruginosa* (Kinb.) bislang nur auf den Marianen und *Ph. taitensis* (Grube) auf Tahiti gefunden, doch ist die systematische Stellung beider Arten — die Synonymenliste BEDDARDS von *Ph. aeruginosa* Kinb. halte ich, wie oben bei *Ph. lauta* nov. spec. dargetan ist, nicht für zutreffend — noch unklar; *Ph. taitensis* ist überhaupt als selbständige Art zweifelhaft.

Vielleicht verdient *Ph. Sedgwicki* (Benh.) var. nov. *ablata* in ihrem Vorkommen auf Samoa und den benachbarten Tonga-Inseln unser besonderes Interesse, insofern wir es hier möglicherweise mit der Entstehung einer neuen Art durch Isolierung zu tun haben, deren Stammform zum Hauptquartier der Pheretimen gehört.

### 3. Subfam. Octochaetinae.

*Octochaetus multiporus* (Bedd.).

(Taf. XVII, Fig. 7.)

Diagnose. L. 180—260, D. 8—10 mm, Segmtz. 200. Farblos, Gürtel rotbraun. Kopf prolobisch. Borsten paarig, Distanz  $ab = cd$  etwas  $< bc$ . Erster Rückenporus 14/15. Gürtel  $\frac{2}{3}13$ — $\frac{2}{3}20$  ( $= 6 + 2 \cdot \frac{2}{3}$ ), auf 14 und  $\frac{1}{2}15$



ringförmig, auf  $\frac{2}{3}13$  und  $\frac{1}{2}15$ — $\frac{2}{3}20$  ventrale drüsenlose Furche mit Borsten  $a$  und zwei die Samenrinnen, ♂ Poren und Prostataporen umschließenden Längswülsten auf 17—19. Zwei ♀ Poren auf 14. Zwei Paar Samentaschenporen auf 7/8 und 8/9 in Borstenlinie  $b$ . Zwei große, querovale Drüsenpolster in den Linien der Samentaschenporen auf 9/10, etwas medial davon und fast in der ventralen Medianlinie zusammenstoßend zwei gleiche auf 10/11, je eine unpaare, ventral-mediane auf 11/12, 12/13, 14/15, 15/16, 19, 20. Dissepiment 5/6 dünn, 6/7 bis 12/13 stark verdickt. Muskelmagen im 6. (oder auch 5. und 6.?) Segment. Kalkdrüse im 17. Segment, Mitteldarm beginnt im 19. oder 20. Segment, mit Typhlosolis. Rückengefäß in ganzer Länge doppelt, vier Paar Lateralherzen in 10—13. Zwei Paar feinkörnige Samensäcke in 11 und 12. Prostaten in 17 und 19, schlauchförmig, vielfach gewunden, mit dünnem Ausführungsgang. Penialborsten vorhanden. Samentaschen länglich sackförmig, ohne Divertikel.

Die Göttinger Sammlung enthält von dieser Art ein Exemplar mit der Fundortsangabe: Port Hills, Lyttelton, Neuseeland, Südinself. Das Berliner Museum besitzt 6 Stück mit der Bezeichnung: Waipara, Neuseeland, Südinself; 3129; H. SUTER.

Zwei Exemplare habe ich einer näheren Untersuchung unterzogen, deren wichtigste Resultate hier erwähnt werden mögen als Bestätigung bzw. Ergänzung der BEDDARDSchen Beschreibung.

Die Länge beträgt 180—260 mm bei einer Dicke von 8—10 mm. Die Segmentzahl beläuft sich auf etwa 200; die einzelnen Segmente sind 3—5fach geringelt und ihre Grenzen zum Teil schwer festzustellen. Die in Alkohol konservierten Tiere sind farblos, der Gürtel aber rotbraun.

Der Kopflappen besitzt keinen dorsalen Fortsatz.

Die Borsten sind sehr klein und besonders vorn schwer zu erkennen, während sie nach hinten zu deutlicher werden. Sie stehen in vier weitläufigen Paaren und zwar ist die Borstendistanz des ventralen Paares gleich derjenigen des dorsalen, aber beide sind etwas kleiner als das laterale Intervall. Die Borstenstellung läßt sich also folgendermaßen ausdrücken:  $ab = cd$  etwas  $< bc$ .

Rückenporen sind vorhanden. Bei einem Exemplar ohne Gürtel liegt der erste Porus in der Intersegmentalfurche 14/15, bei einem andern mit Gürtel dagegen erst in 20/21. Offenbar sind hier die Poren durch die Drüsenschicht geschlossen.

Der Gürtel erstreckt sich über die Segmente  $\frac{2}{3}13$  bis  $\frac{2}{3}20$  ( $= 6 + 2\frac{2}{3}$ ), jedoch ist die Drüsenschicht auf dem 13. und 20. Segment weniger stark entwickelt als auf den übrigen. Auf 14 und  $\frac{1}{2}15$  ist der Gürtel ringförmig, auf den Segmenten  $\frac{2}{3}13$  und  $\frac{1}{2}15$  bis  $\frac{2}{3}20$  ist die ventrale Fläche drüsenlos. Auf den lateralen Grenzen dieser Furche befinden sich die Borsten  $a$  und zwei Längs-

wülste, die auf Segment 17—19 lateral von den Borsten *a* liegen. In diesen an ihren Enden abgerundeten Wülsten erkennt man auf 17 und 19 die beiden Paar Prostataporen, die jederseits durch eine tiefe Samenrinne verbunden sind, in deren Mitte auf dem 18. Segment die männliche Öffnung liegt. Die beiden weiblichen Poren sind deutlich sichtbar auf der ventralen Fläche des 14. Segments etwas vor und nach innen von den Borsten *a*.

Zwei Paar Samentaschenporen liegen auf drüsigen Wülsten in den Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9 und zwar in den Borstenlinien *b*.

Als Geschlechtspapillen findet man paarige, quer-ovale Drüsenpolster auf den Intersegmentalfurchen 9/10 und 10/11, von denen das hintere Paar ventral dicht zusammenstößt, während die beiden vorderen Papillen etwas weiter voneinander getrennt sind. Außerdem liegen unpaarige, quer-ovale Drüsenpolster ventral-median auf den Intersegmentalfurchen 11/12, 12/13, 14/15, 15/16 und 19/20.

### Innere Organisation.

Von den Dissepimenten ist 5/6 dünn; dagegen sind die folgenden sieben, also 6/7 bis 12/13 stark verdickt.

Der Muskelmagen liegt vor dem Dissepiment 6/7; er ist groß, tonnenförmig; das vordere Drittel ist dünnwandiger als der übrige stark muskulöse Teil und ist äußerlich durch quere Ringel in drei Teile geteilt. Das zarte Dissepiment 5/6 zieht zwischen dem zweiten und dritten Ringel des vorderen Abschnittes hinweg, so daß nur ein kleiner Teil des Muskelmagens im 5. Segment liegt, während der größte Teil das 6. Segment einnimmt. Bei dem andern Exemplar war der Magen auf das 6. Segment beschränkt. Nach BEDDARD (2, S. 674) erstreckt sich der Magen durch das 6. oder durch das 5. und 6. Segment; in letzterem Falle soll das Dissepiment 5/6 über die Mitte des Magens ziehen. — Im 17. Segment erweitert sich der Oesophagus dorsal zu einer Kalkdrüse; es erscheint hier die Speiseröhre bis auf einen kleinen ventralen Teil dick geschwollen. Im 18. Segment hat der Oesophagus seine normale Stärke; im 19. oder auch 20. Segment beginnt dann der Mitteldarm, der eine Typhlosolis besitzt.

Das Rückengefäß ist seiner ganzen Länge nach doppelt, auch auf dem Muskelmagen im 6. Segment und weiter nach vorn. In den Segmenten 7 bis 9 entspringen aus ihm dünne Gefäßschlingen,

während die vier Paar Lateralherzen in den Segmenten 10 bis 13 vom Supraintestinalgefäß ihren Ursprung nehmen.

Bezüglich der Segmentalorgane ist *O. multiporus* plektonephridisch.

Von den Geschlechtsorganen fand ich im 10. und 11. Segment vor den Dissepimenten 10/11 und 11/12 zwei Paar große, freie Samentrichter, deren Samenleiter sich bereits im 11. Segment vereinigen; dicht neben ihnen, also von den Dissepimenten 10/11 und 11/12 nach vorn gerichtet, sitzen zwei Paar Hoden. Von denselben Septen ragen nach hinten in das 11. und 12. Segment zwei Paar große Samensäcke, die durch zahlreiche Furchen in sehr kleine Teilchen zerspalten sind. — Zwei Paar Prostataadrüsen liegen in den Segmenten 17 und 19. Jede besteht aus einem langen, schlauchförmigen, vielfach aufgewundenen Drüsenteil und einem dünneren, beträchtlich kürzeren Ausführungsgange. — Penialborsten sind vorhanden, doch konnte ich ihre Gestalt nicht feststellen. — Zwei Ovarien ragen vom Dissepiment 13/14 nach vorn in das 13. Segment; sie liegen dicht neben den Oviducten, die durch das Dissepiment 13/14 gehen und in 14 ausmünden. Bei einem andern Exemplar haben die Ovarien die normale Lage an 12/13. — Zwei Paar Samentaschen findet man in den Segmenten 8 und 9. Jede (Fig. 7) stellt einen einfachen, nach hinten etwas verbreiterten Sack dar, der ohne besonderen Ausführungsgang ausmündet. BEDDARD gibt an, daß die Samentaschen mehrere sehr kleine Divertikel besitzen, die in die Körperwand eingebettet sind. Ich habe dieselben nicht gesehen.

### *Octochaetus Thomasi* Bedd.

(Taf. XVII, Fig. 6a, b, c.)

Diagnose. L. 140, D. 5 mm, Segmtz. 210. Farblos. Kopf prolobisch. Borsten paarig, in der Mitte Distanz  $dd = 2aa$ ,  $aa$  etwas  $> bc > ab = cd$ , hinten ist  $dd$  etwas  $> aa > bc > ab = cd$ , ornamentiert, auch auf dem Gürtel vorhanden. Erster Rückenporus 14/15. Gürtel (13) 14—19 (= 6), auf 14 ringförmig, sonst sattelförmig, auf 17—19 in Borstenlinien  $b$  zwei Pubertätswälle mit Prostataporen, ♂ Poren und Samenrinnen. Ein großes, querovales, unpaares, ventral-medianes Pubertätspolster auf 20/21. Dissepimente 6/7—10/11 stark, 11/12, 12/13 etwas verdickt. Muskelmagen im 6. Segment. Kalkdrüse im 17. Segment, Mitteldarm beginnt im 19. Segment, mit Typhlosolis. Rückengeräß vorn bis zum 6. Segment einfach, dann doppelt. Vier Paar Lateralherzen in 10—13. Zwei Paar feingekörnte Samensäcke in 12 und 13. Prostaten in 17 und 19, schlauchförmig, vielfach gewunden, ohne scharf abgesetzten Ausführungsgang. Penialborsten vorhanden. Samentaschen mit sackförmiger Ampulle und scharf abgesetztem, längerem Ausführungsgang, dessen Wand am distalen Ende kleinste Divertikel bildet.

Fundnotiz: Cook-Straße, Stephens Isl., 3429. THILENIUS-Sammlung.

Länge 140 mm, Dickendurchmesser 5 mm, Zahl der Segmente 210. Die in Sublimat und Alkohol konservierten Tiere sind farblos.

Der Kopflappen besitzt keinen dorsalen Fortsatz.

Die acht Borsten sind am vorderen Körperteil undeutlich, treten jedoch nach dem Hinterende zu immer mehr hervor. Sie sind voneinander durch weitere Zwischenräume getrennt, lassen aber doch die Paarigkeit noch erkennen, weil die unter sich gleichen Distanzen zwischen den Borsten der dorsalen und ventralen Paare etwas kleiner sind, als die Entfernung zwischen den Borstenpaaren jederseits. Die Stellung ist folgende: in der Mitte ist die Distanz  $dd = 2aa$ ,  $aa$  etwas  $> bc > ab = cd$ ; am Hinterende ist  $dd$  etwas  $> aa > bc > ab = cd$ . An den Borsten, die auch auf dem vollkommen entwickelten Clitellum deutlich sichtbar sind, erkannte ich eine feine Ornamentierung, die in Form zarter Strichelchen auftritt.

Rückenporen sind vorhanden; den ersten erkannte ich in der Intersegmentalfurche 14/15.

Das Clitellum (Fig. 6a) umfaßt die Segmente 14–19 (= 6), dorsal auch noch einen kleinen Teil von 13. Nur auf dem 14. Segment ist es ringförmig, während sich auf 15–19 eine breite ventrale drüsenlose Fläche findet. Auf den Segmenten 17–19 verlaufen in den Borstenlinien  $b$  zwei hantelförmige Drüsenwälle mit den Prostataöffnungen auf 17 und 19 und den sie verbindenden Samenrinnen, die auf 18 die männlichen Geschlechtsöffnungen enthalten.

Zwei ♀ Geschlechtsöffnungen liegen auf dem 14. Segment etwas nach innen von den Borsten  $a$ .

Zwei Paar Samentaschenporen, von kleinen Drüsenhöfen umgeben, liegen auf den Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9 in den Borstenlinien  $b$ .

An Geschlechtspapillen (Fig. 6a) fand ich ventral-median in der Intersegmentalfurche 20/21 einen breiten, unpaarigen Drüsenwulst, der die Borsten  $a$  trägt und die Intersegmentalfurche erkennen läßt. Die Borsten  $b$  der Segmente 17 und 19, die außerdem die Borsten  $a$ ,  $c$  und  $d$  besitzen, sind zu Penialborsten umgewandelt. Leider konnte ich ihre Form nicht feststellen, da bei allen Exemplaren die freien Enden abgebrochen waren. Das 18. Segment besitzt alle acht Borsten.

### Innere Organisation.

Von den Dissepimenten sind 6/7 bis 10/11 stark, 11/12 und 12/13 nur etwas verdickt.

Der Muskelmagen liegt zwischen den Dissepimenten 5/6 und 6/7, also im 6. Segment, nach BEDDARD im 5. und 6. Segment. Im 17. Segment erweitert sich die dorsale Hälfte des Oesophagus zu einer großen Kalkdrüse. In einem andern Falle besaß der Oesophagus hier eine dorsale, ventrale und zwei laterale Aussackungen als Kalkdrüsen. Der Mitteldarm beginnt im 19. Segment und besitzt eine Typhlosolis. Das Rückengefäß ist von hinten nach vorn bis zum 6., oder nach BEDDARD bis zum 5. Segment doppelt, von hier ab nach vorn jedoch einfach, so daß über die dorsale Mitte des Muskelmagens und des Schlundkopfs ein unpaariges Gefäß verläuft. Vier Paar Lateralherzen in den Segmenten 10 bis 13 entspringen vom Supraintestinalgefäß.

Die Segmentalorgane sind Plektonephridien.

An Geschlechtsorganen fand ich im 10. und 11. Segment, und zwar an den Dissepimenten 10/11 und 11/12, je zwei große, frei in der Leibeshöhle liegende Samentrichter und dicht neben diesen, also auch an 10/11 und 11/12, zwei Paar Hoden. Von den Dissepimenten 10/11 und 11/12 ragen nach hinten in die Segmente 11 und 12 je zwei große, fein gekörnte Samensäcke. Ins 13. Segment ragen vom Dissepiment 13/14 die traubenförmigen Ovarien nach vorn, dicht neben den Eileitern. Zwei Paar Prostataadrüsen nehmen die Segmente 17 und 19 ein; jede besteht aus einem knäueelförmig aufgewundenen Schlauch, der sich nach seiner Ausmündung hin verjüngt, ohne einen scharf abgesetzten Ausführungskanal zu bilden. Penialborsten sind vorhanden. Die in den Segmenten 8 und 9 gelegenen zwei Paar Samentaschen bestehen aus einem sackförmigen Hauptteil und einem kaum halb so dicken, aber längeren, scharf abgesetzten Ausführungsgang, an dessen Basis die Wand desselben kleine körnige Auftreibungen zeigt, die epitheliale Divertikel darstellen.

### Übersicht über die Gattung *Octochaetus*.

Die beiden hier beschriebenen Arten stimmen, wie das BEDDARD (6, S. 674) schon betont, in vielen Punkten überein und daher sind sie auch von MICHAELSEN zu einer Art vereinigt. Bei der Untersuchung der Tiere fiel mir aber doch auf, daß die kleineren Tiere

von den größeren in einigen wesentlichen Punkten, auf die BEDDARD teilweise schon aufmerksam gemacht hat, abweichen. Bei der kleineren Art *O. Thomasi* Bedd. ist nämlich das Rückengefäß in den vorderen 5 oder 6 Segmenten, also im Bereich des Schlundkopfes und Magens, einfach, erst mit Beginn des Oesophagus ist es verdoppelt; bei *O. multiporus* (Bedd.) ist dagegen das Rückengefäß in seiner ganzen Länge doppelt. Bei *O. Thomasi* besitzt die Samentasche einen von der Ampulle scharf sich absetzenden Ausführungsgang, während die Samentasche von *O. multiporus* einfach sackförmig ist. Andererseits besitzt die Prostata drüse von *O. multiporus* einen deutlich abgesetzten Ausführungskanal, was bei *O. Thomasi* nicht der Fall ist. Ich glaube, daß diese Merkmale und die Verschiedenheit in der Stellung der Borsten zur Trennung der beiden Arten genügen.

Die Gattung *Octochaetus* kommt außer auf Neuseeland vielleicht noch in Vorderindien vor; denn die von hier beschriebene *Benhamia Aitkeni* Fedarb ist nach MICHAELSEN (2, S. 242) wahrscheinlich zur Gattung *Octochaetus* zu stellen. Nehmen wir dies als richtig an, so unterscheidet sich diese Art von den bisher bekannten neuseeländischen Species wesentlich dadurch, daß sie Samentaschen mit je einem großen schlauchförmigen Divertikel besitzt.

Die übrigen Arten, mit Einschluß der unsicheren Species *O. levis* (F. W. Hutton), lassen sich in der folgenden Weise unterscheiden.

- 1) Borsten weitläufig gestellt, Distanz  $ab = bc$  etwas  $< cd$ , nach BEDDARD  $ab = bc = cd$ .

Muskelmagen im 6. (oder auch 5. und 6. ?) Segment.

Kalkdrüse im 17. Segment.

Rückengefäß in seiner ganzen Länge doppelt.

Laterallherzen in den Segmenten 10—13 (= 4).

Zwei Paar fein gekörnte Samensäcke im 11. und 12. Segment.

Prostata mit einem dünnen, deutlich abgesetzten Ausführungsgange.

Samentasche einfach, ohne scharf abgesetzten Ausführungsgang und ohne Divertikel (nach BEDDARD mit mehreren sehr kleinen Divertikeln, die in der Körperwand liegen).

Penialborsten klein.

***O. multiporus* (Bedd.).**

- 2) Borsten getrennt; im allgemeinen Distanz  $dd > aa > bc > ab = cd$ .

Muskelmagen im 6. Segment.

Kalkdrüse im 17. Segment.

Rückengefäß bis zum 5. oder 6. Segment einfach, von da ab nach hinten doppelt.

Lateralherzen in den Segmenten 10—13 (= 4).

Zwei Paar fein gekörnte Samensäcke im 11. und 12. Segment.

Prostata ohne scharf abgesetzten Ausführungsgang.

Samentaschen mit längerem, scharf abgesetztem Ausführungsgang, der an seiner Basis sehr kleine Divertikel in Form körniger Auftreibungen der Wand besitzt.

Penialborsten vorhanden.

**O. Thomasi** Bedd.

3) Borsten weitläufig gestellt, Distanz  $bc = cd > ab$ .

Muskelmagen im 6. Segment.

Zwei Paar Kalkdrüsen im 15. und 16. Segment.

Rückengefäß der ganzen Länge nach doppelt.

Lateralherzen in den Segmenten 10—13 (= 4).

Zwei Paar einfache Samensäcke im 9. und 10. und zwei Paar traubige im 11. und 12. Segment.

Samentaschen mit drei oder vier kleinen Divertikeln am Ausführungsgange.

Penialborsten klein, ornamentiert.

**O. antarcticus** (Bedd.).

4) Borsten weit gepaart.

Muskelmagen im 5. Segment.

Zwei Paar Kalkdrüsen im 15. und 16. Segment.

Rückengefäß doppelt.

Lateralherzen in den Segmenten 10—12 (= 3).

Samentaschen mit einem kleinen vielteiligen Divertikel.

Penialborsten fehlen.

**O. Huttoni** Bedd.

5) Borstendistanz  $bc$  etwas  $> ab = cd$ ,  $aa = dd = 2 ab$ .

Muskelmagen im 6. Segment.

Rückengefäß in ganzer Länge doppelt.

Samentaschen mit einem kleinen, gerundeten Divertikel.

**O. levis** (F. W. Hutt.).

### *Dinodrilus gracilis* nov spec.

(Taf. XXVII, Fig. 8a, b.)

Diagnose. L. 90, D. 3 mm, Segmtz. 120. Farblos, Gürtel bräunlich. Kopf tanylobisch. Zwölf Borsten, weit gepaart, Distanz  $ff = aa$  etwas  $> bc = de = ef$  wenig  $> ab = cd$ , ornamentiert. Erster Rückenporus 11/12. Gürtel teilweise mit Borsten, ringförmig,  $\frac{2}{3} 13 - \frac{2}{3}$  bzw.  $\frac{1}{2} 16 (= 2 + 2 \cdot \frac{2}{3})$ . Auf 17 und 19 in den Borstenlinien  $b$  zwei Paar hohe, zitzenförmige Papillen mit den Prostataporen

und verbunden durch zwei niedrige Längswülste mit den Samenrinnen und ♂ Poren. Zwei ♀ Poren auf 14 neben Borsten *b*. Zwei Paar Samentaschenporen auf 7/8 und 8/9 in den Borstenlinien *b*. Unpaare ventral-mediane Geschlechtspapillen auf 12 und 13, paarige, ebenfalls ganz ventral gelegene, auf 11. Dissepimente 8/9—14/15 etwas verdickt. Muskelmagen im 6. und 7. Segment, Kalkdrüsen fehlen, Mitteldarm beginnt im 19. Segment, mit Typhlosolis. Rückengefäß in ganzer Länge doppelt, vier Paar Lateralherzen in 10—13. Zwei Paar fein gekörnte Samensäcke in 11 und 12. Drüsenanteil der Prostaten schlauchförmig, geknäult, Ausführungsgang dünn. Penialborsten fehlen. Samentaschen mit ovaler Ampulle, kürzerem Ausführungsgang und sechs (fünf bis sieben) fingerförmigen Divertikeln.

Von dieser neuen, dem Berliner Museum gehörenden, Species der bislang nur durch eine Art bekannten Gattung Neuseelands stehen mir zwei Exemplare zur Verfügung.

Fundnotiz: Stephens Isl., Cook-Str. Nr. 3431. THILENIUS-Sammlung.

Die Tiere sind 90 mm lang, 3 mm dick und bestehen aus etwa 120 Segmenten. Der Körper ist farblos, nur der Gürtel ist bräunlich gefärbt.

Der Kopflappen teilt das erste Segment vollständig, der Kopf ist also tanylobisch.

Die zwölf Borsten sind weit gepaart, so daß die sämtlichen Borsten annähernd gleich weit voneinander stehen. Die Stellung derselben läßt sich etwa folgendermaßen ausdrücken:  $ff = aa$  etwas  $> bc = de = ef$  wenig  $> ab = cd$ . An ihrem freien Ende lassen die Borsten eine feine Ornamentierung erkennen. Auch das Clitellum besitzt teilweise Borsten.

Der erste Rückenporus liegt in der Intersegmentalfurche 11/12.

Der Gürtel (Fig. 8a) umfaßt ringförmig die Segmente  $\frac{2}{3}$  13, 14, 15 und das 16. Segment dorsal zu  $\frac{2}{3}$ , ventral nur zur Hälfte. Zwei Paar Prostataöffnungen münden auf der Spitze von zwei Paar hohen, zitzenförmigen Papillen des 17. und 19. Segments aus; die vorderen Papillen sind nach hinten, die hinteren nach vorn gerichtet, so daß jederseits die hintereinander liegenden Papillen über dem 18. Segment mit ihren Spitzen dicht aneinander stoßen. Die Papillen jeder Seite sind durch einen Drüsenwall, in dem eine schmale Samenrinne verläuft, miteinander verbunden und liegen in den Borstenlinien *b*. — Auf Segment 18 glaube ich in den Samenrinnen zwei kleine männliche Öffnungen erkannt zu haben. — Zwei ♀ Öffnungen liegen auf dem 14. Segment neben den Borsten *b*.

Zwei Paar Samentaschenporen liegen in den Intersegmentalfurchen 7/8 und 8/9 und zwar in den Borstenlinien *b*.



An Geschlechtspapillen besitzt das 12. und 13. Segment je eine unpaare ventral-mediane, kreisrunde Papille mit den Borsten *a*, während das 11. Segment zwei ventrale kreisrunde Papillen mit den Borsten *a* und *b* hat (Fig. 8*a*).

### Innere Organisation.

Die Dissepimente 8/9—14/15 sind etwas verdickt.

Ein kräftiger, tonnenförmiger Muskelmagen liegt vor dem Dissepiment 7/8 im 6. und 7. Segment. Kalkdrüsen fehlen, jedoch ist im 14., 15., 16. Segment der Oesophagus etwas erweitert. Der Mitteldarm beginnt mit dem 19. Segment und besitzt eine Typhlosolis.

Das Rückengefäß ist in seiner ganzen Länge verdoppelt. In den Segmenten 10—13 (= 4) liegen herzförmige Gefäßschlingen.

Bezüglich der Excretionsorgane sind die Tiere plektonephridisch.

Von den Dissepimenten 9/10 und 10/11 ragen nach hinten in das 10. und 11. Segment zwei Paar freie Hoden; ihnen gegenüber liegen zwei Paar freie Samentrichter, deren Samenleiter sich jederseits im 12. Segment miteinander vereinigen und von da ab als unpaare Kanäle bis zum 18. Segment, wo sie ausmünden, deutlich zu verfolgen sind. An den Dissepimenten 10/11 und 11/12 sitzen im 11. und 12. Segment zwei Paar große Samensäcke, die dorsal über dem Darm zusammenstoßen und aus sehr kleinen Teilstücken bestehen. Die beiden Paar Prostaten im 17. und 19. Segment besitzen einen schlauchförmigen, vielfach gewundenen und zu einem abgeplatteten Knäuel zusammengelegten Drüsenteil, sowie einen etwas dünneren, schwach gewundenen, muskulösen Ausführungskanal. Penialborsten fehlen.

Die beiden Paar Samentaschen liegen im 8. und 9. Segment. Jede (Fig. 8*b*) besteht aus einer großen ovalen oder sackförmigen Haupttasche und einem kürzeren Ausführungsgang. Da, wo letzterer aus der Haupttasche entspringt, sitzen fingerförmige Divertikel und zwar in wechselnder Anzahl. Im 9. Segment zeigt jede Samentasche sechs Divertikel, die zu je drei an entgegengesetzten Seiten sitzen; im 8. Segment trägt die Tasche der rechten Seite nur  $3 + 2 = 5$  Divertikel, während die andre deren sechs besitzt, von denen ein Divertikel gegabelt ist, so daß es scheinbar sieben Divertikel sind. Als normale Zahl können wir wohl sechs annehmen.

### Übersicht über die beiden Arten der Gattung *Dinodrilus*.

- 1) Kopflappen teilt das 1. Segment nicht.

Borstendistanz  $ab = cd = ef$ ,  $bc = de$ ,  $bc > ab$ ,  $aa = ff = 1\frac{1}{2} ab$ .

Gürtel ringförmig an den Segmenten 14—16.

Prostataporen in den Borstenlinien  $b$  auf den Segmenten 17 und 19.

Samentaschen mit drei kleinen, birnförmigen Divertikeln.

**D. Benhami** Bedd.

- 2) Kopflappen teilt das 1. Segment vollständig.

Borstendistanz  $ab = cd$  etwas  $< ef$ ,  $bc = de$ ,  $aa = ff > ab$ .

Gürtel ringförmig an den Segmenten  $\frac{2}{3}13$ — $\frac{2}{3}16$ .

Prostataporen auf hohen, zitzenförmigen Papillen des 17. und 19. Segments in den Borstenlinien  $b$ .

Unpaarige Geschlechtspapillen auf 12 und 13, paarige auf 11.

Samentaschen mit sechs (fünf bis sieben) fingerförmigen Divertikeln.

**D. gracilis** nov. spec.

### Subfam. Trigastriinae.

Gatt. *Dichogaster* Beddard.

Ralum: Unter umgeworfenen Baumstämmen. 2979. Prof. DAHL.

- In Pferdemit. F. 1027. Prof. DAHL.

- Aus Kuhmist. F. 1031. Prof. DAHL.

- Ausgegraben und gesammelt unter Holzspänen im ersten Waldtal. F. 1025. Prof. DAHL.

- Aus schwarzer vulkanischer Erde zwischen Bananen, mit schwachem Rasen, ausgegraben. F. 1030. Prof. DAHL.

- Coca-Pflanzung, Hügel, ausgegraben. F. 1018. Prof. DAHL.

- Tal hinter der Höhe. F. 1017. Prof. DAHL.

- Erstes Waldtal, Lichtung; unter zerhacktem Holz. F. 1020. Prof. DAHL.

- Coca-Pflanzung, Rasen, ausgegraben. F. 1026. Prof. DAHL.

- Aus einem morschen Stamme. F. 1023. Prof. DAHL.

- Unter umgeworfenem Bananenstamme. 2979. Prof. DAHL.

- Unter Steinen. F. 1016. Prof. DAHL.

- Im Waldtal. Fauler Baumstamm. F. 1022. Prof. DAHL.

Mioko: Im Busch ausgegraben. F. 1015. Prof. DAHL.

Vlavolo: Unter Bäumen neben Eingeborenen-Gehöften. F. 1028.  
Prof. DAHL.

Kabakaul: Am Boden unter Laub im Hochwald. Vulkanboden.  
2980. Prof. DAHL.

Samoa: Upolu, Lanutoo. 3063. Dr. B. FRIEDLÄNDER.

Tonga-Inseln: Haapai. 3221. Ninafoon. 3222. Dr. B. FRIEDLÄNDER.

Tonga-Inseln: Ninafoon. 3223. Dr. B. FRIEDLÄNDER.

Sandwich-Inseln: Oahu, Kakaako bei Honolulu 2991. Dr. B. FRIEDLÄNDER.

Oropibusch bei Tauranga, Neuseeland, F. 1666. THILENIUS-Sammlung.

Von den mir zur Verfügung stehenden Arten der Gattung *Dichogaster* habe ich hier vorläufig nur eine Zusammenstellung der Fundorte gegeben. Ich werde bei anderer Gelegenheit auf dies Material zurückkommen. Doch will ich bemerken, daß wir es hier mit bereits bekannten Species zu tun haben und zwar solchen, die nach MICHAELSEN offenbar peregrin sind. So gehören fast die gesamten von Ralum stammenden Würmer, deren Länge zwischen 17—37 mm schwankt, zu der von Sumatra bekannten Art *D. Modighianii* (Rosa) und, in geringerer Menge, zu *D. malayana* (Horst).

### Fam. Glossoscolecidae.

#### Subfam. Glossoscolecinae.

##### *Pontoscolex corethrurus* (Fr. Müller).

Sandwich-Inseln.	Kauai, Lihue.	2985.	Dr. B. FRIEDLÄNDER.
»	» Kauai, Hanapepe.	2986.	» » »
»	» Oahu, Honolulu.	2993.	» » »
Samoa.	Süd-Sawaii.	3064.	» » »
Fiji-Inseln.		3217.	» » »
»	» Vanua levu.	3219.	» » »
Tonga-Inseln.	Tongatapu, Bea.	3218.	» » »
»	» Suva.	3215.	» » »

#### Subfam. Microchaetinae.

##### *Microchaetus modestus* Michlsn.

Diese Art steht mir in größerer Anzahl zur Verfügung, die dem Göttinger Museum von der bekannten Tierhandlung des Herrn C. REICHE in Alfeld im Jahre 1894 überwiesen sind und die Fundnotiz tragen: Vaal-Fluß (Grenze von Transvaal und Orange-Freistaat).

Ich kann die Beschreibung MICHAELSENS (1, S. 449 und 5, S. 109) in einigen Punkten erweitern. So teilt der Kopflappen, den MICHAELSEN nicht erkennen konnte, das erste Segment nicht, der Kopf ist probolisch. Die Borsten beginnen bei den von mir untersuchten Exemplaren mit dem zweiten Segment, nicht dem dritten. Der Gürtel erstreckt sich sattelförmig über die Segmente 12—24 (= 13) und reicht seitlich bis an die Borsten *cd*. Unmittelbar an diesen Rand stoßen auf Segment 15—18 (= 4) oder  $\frac{1}{2}14$ — $\frac{1}{2}19$  (=  $4\frac{1}{2}$ ) oder  $\frac{1}{2}14$ —19/20 (=  $5\frac{1}{2}$ ) zwei Pubertätswälle, die nach MICHAELSEN in den Borstenlinien *cd* liegen, nach meinen Beobachtungen dagegen zwischen den lateralen und ventralen Borsten, an die ersteren anstoßend. In der Mitte zwischen diesen Borstenpaaren liegen auf den Segmenten 12, 15, 18 drei Paar kreisrunde Pubertätspapillen, von denen die beiden hinteren Paare unmittelbar an den ventralen Rand der Pubertätswälle stoßen und von diesen teilweise umschlossen sind. MICHAELSEN fand die Papillen in den Borstenlinien *ab*. Die männlichen Poren liegen auf der Intersegmentalfurche 14/15 in oder unmittelbar vor den Pubertätswällen. Die beiden weiblichen Poren fand ich als kleine Öffnungen vor und nach innen von den ventralen Borsten des 14. Segments.

Die beiden Samentaschenporen liegen nicht auf den Intersegmentalfurchen 11/12 und 12/13, sondern dicht vor ihnen in den lateralen Borstenlinien, also auf den hinteren Rändern der Segmente 11 und 12.

Von den Dissepimenten ist  $\frac{4}{5}$  sehr stark verdickt, mindestens  $\frac{1}{2}$  mm dick. Die beiden folgenden Dissepimente  $\frac{5}{6}$  und  $\frac{6}{7}$  sind dagegen zart,  $\frac{7}{8}$  und  $\frac{8}{9}$  aber wieder verdickt, wenn auch bei weitem nicht so stark wie  $\frac{4}{5}$ .

Das Rückengefäß ist vom 6.—9. Segment verdoppelt, nach MICHAELSEN vom 7.—9. Segment. Die beiden Äste in Segment 9 sind sehr stark verdickt und können so dicht zusammenliegen, daß sie miteinander verwachsen. Dünne Gefäßschlingen entspringen aus dem Rückengefäß im 5.—8. Segment und drei Paar starke, rosenkranzförmige Lateralherzen im 9.—11. Segment scheinen gleichfalls von ihm auszugehen.

Außer den einfachen, stark gebogenen Samentaschen, wie sie MICHAELSEN beobachtete, fand ich auch weniger stark gebogene mit kuglig erweitertem freien Ende.

**Fam. Lumbricidae.*****Lumbricus rubellus* Hoffmeister.**

Neuseeland: Oropibusch bei Tauranga, THILENIUS-Sammlung.

Neuseeland: Rotorua, Whakarewarewa, N.-Ins. 3069. Dr. B. FRIEDLÄNDER.

***Helodrilus (Dendrobaena) rubidus* (Sav.).**

Sandwich-Inseln: Kauai, Halalau. 2988. Dr. B. FRIEDLÄNDER.

***Helodrilus (Allolobophora) caliginosus* (Sav.).**

Tonga-Inseln: 3270. Dr. B. FRIEDLÄNDER.

***Helodrilus (Allolobophora) Moebii* (Michlson.).**

Diagnose. L. 80—130, D. 4—5 mm, Segmtz. über 200. Farblos, Gürtel milchweiß. Kopf epilobisch. Erster Rückenporus 5/6. Borsten ornamentiert, eng gepaart, Distanz  $dd = \frac{1}{2}u > aa$  etwas  $> bc$ . Gürtel sattelförmig,  $\frac{1}{3}52 - \frac{1}{3}62 (= 9 + 2\frac{1}{3})$ , lateral begrenzt von je einem bräunlichen Pubertätsstreifen mit den lateralen Borstenpaaren, und medial davon auf 54—60 (= 7) von je einem schmutzig grauen Pubertätswall, dicht an diesem stehen die ventralen Borstenpaare. ♂ Poren auf großen Drüsenhöfen der Segmente  $\frac{1}{2}14 - \frac{1}{2}16$ . Zwei ♀ Poren auf 14, etwas lateral von den Borsten  $b$ . Drei Paar Samentaschenporen auf  $7/8 - 9/10$  in den lateralen Borstenlinien. Geschlechtspapillen paarig auf 21, 22, 25, 51, mit den ventralen Borsten. Dissepimente  $6/7 - 14/15$  verdickt. Kleine Kalkdrüsen in 10, große in 15 und 16, Muskelmagen in 17 und 18, Mitteldarm beginnt in 19. Drei Paar Lateralherzen in 10—12. Zwei Paar freie Hoden und Samentrichter in 10 und 11. Zwei Paar große Samensäcke in 11 und 12, zwei Paar kleinere in 9 und 10. Ovarien und Eitrichter frei in 13. Samentaschen schlauchförmig. Geschlechtsborsten länger, aber dünner als die normalen Borsten, distal rinnenförmig ausgehöhlt (Furchenborsten), nicht ornamentiert.

Von dieser Art steht mir eine größere Anzahl von Exemplaren zur Verfügung, die ich im Jahre 1897 von Herrn Dr. LÜDERITZ in Tanger erhielt.

Die farblosen Tiere haben eine Länge von 80—130 mm und einen Dickendurchmesser von 4—5 mm bei einer Segmentzahl von über 200. Die Segmente sind sehr kurz.

Der Kopflappen teilt das erste Segment zu  $\frac{1}{3}$ .

Den ersten Rückenporus fand ich in der Intersegmentalfurche 5/6 oder einige Segmente weiter nach hinten.

Die Borsten zeigen eine Ornamentierung, die aus unregelmäßig in Querreihen stehenden, feinen, zarten Zähnchen besteht. Sie stehen in ventralen und lateralen Paaren,  $dd = \frac{1}{2}u > aa$  etwas  $> bc$ .

Die Nephridialporen sind nicht zu erkennen.

Der Gürtel erstreckt sich über die Segmente  $\frac{1}{3}52$ — $\frac{1}{3}62$  ( $= 9 + 2 \cdot \frac{1}{3}$ ). Er ist milchweiß und reicht lateral nicht ganz bis an die Borsten *cd*. Hier grenzt an ihn in seiner ganzen Länge ein die lateralen Borsten tragender, bräunlich gefärbter, drüsiger Streifen, der an seinem ventralen Rande keine scharfe, gerade Linie bildet, sondern in jedem Segment abgerundet ist und von den Intersegmentalfurchen, die bei einzelnen Exemplaren auch auf dem dorsalen Teile des Gürtels sichtbar sind, in einzelne Stücke geteilt wird. An diese braunen Pubertätsstreifen stößt jederseits ein etwas schmaler, scharf begrenzter, von den Intersegmentalfurchen durchschnittener, schmutzig-grauer Pubertätswall, der sich über die Segmente 54—60 ( $= 7$ ) erstreckt und mit seinem ventralen Rande unmittelbar an die ventralen Borsten stößt. Dieselbe Färbung wie diese Pubertätswälle zeigen der Vorder- und Hinterrand des Gürtels. Zwischen diesen Pubertätswällen bzw. auf Segment  $\frac{1}{3}52$ , 53, 61 und  $\frac{1}{3}62$  zwischen den braunen Pubertätsstreifen ist die ventrale Partie des Gürtels drüsenlos. — Die beiden männlichen Poren sind schlitzförmige Öffnungen auf großen, runden Drüsenhöfen des 15. Segments, die bis zu der Mitte der Segmente 14 und 16 hinübergreifen und zwischen den lateralen und ventralen Borsten — letzteren etwas genähert — liegen. Zwei kleine weibliche Öffnungen erkennt man auf dem 14. Segment etwas lateral von den Borsten *b* und unmittelbar an den Vorderändern der die ♂ Poren umgebenden Drüsenhöfe.

Drei Paar Samentaschenporen auf den Intersegmentalfurchen 7/8—9/10 liegen in den lateralen Borstenlinien.

An Geschlechtspapillen fand ich je zwei auf Segment 21 und 22 und eine auf 25 mit den ventralen Borsten; auch weiter hinten, z. B. auf dem 51. Segment, kommen noch solche Papillen vor.

### Innere Organisation.

Von den Dissepimenten sind 6/7—11/12 stärker, 12/13—14/15 etwas verdickt.

Der Oesophagus besitzt im 15. und 16. Segment zwei Paar große Kalkdrüsen, so daß er hier denselben Umfang hat, wie der kräftige Muskelmagen, der die beiden folgenden Segmente (17 und 18) einnimmt und an den sich im 19. Segment der ebenso umfangreiche Mitteldarm anschließt. Außerdem trägt der Oesophagus noch im 10. Segment ein Paar beträchtlich kleinere Kalkdrüsen, in deren stark gefalteten Wänden ich eine große Anzahl von Kalkspatkristallen, die beim Zusatz von Salzsäure aufbrausten, erkennen konnte.

Das Rückengefäß ist in seiner ganzen Länge einfach; im 6. bis 9. Segment entspringen aus ihm dünne Gefäßschlingen. Von den drei Paar Lateralherzen des 10. bis 12. Segments, welche sich vom Supraintestinalgefäß abzweigen, ist das mittlere Paar stärker entwickelt, als das vordere und hintere.

In jedem Segment liegen zwei große Segmentalorgane.

Von den Geschlechtsorganen sitzen zwei Paar freie Hoden an den Dissepimenten 9/10 und 10/11 im 10. und 11. Segment; ihnen gegenüber liegen zwei Paar freie Samentrichter, deren Samenleiter sich im 12. Segment vereinigen. Zwei Paar kleine Samensäcke ragen von den Dissepimenten 9/10 und 10/11 nach vorn in die Segmente 9 und 10, während die beiden beträchtlich größeren Paare von 10/11 und 11/12 nach hinten in die Segmente 11 und 12 reichen. Ein Paar Ovarien sitzt am Dissepiment 12/13 im 13. Segment; ihnen gegenüber liegen die Eitrichter, deren Eileiter im 14. Segment getrennt ausmünden. Drei Paar einfache, schlauchförmige Samentaschen in den Segmenten 8, 9, 10 münden in den lateralen Borstenlinien (*cd*) aus. Auf den Geschlechtspapillen sind die Borsten in Geschlechtsborsten umgewandelt. Dieselben sind länger und dünner als die normalen Borsten, ihr freies Ende ist sehr schwach S-förmig, das innere Ende dagegen stark bogenförmig gekrümmt, der Nodus nur schwach entwickelt. Das freie Ende ist auf eine weite Strecke hin (etwa =  $\frac{1}{3}$  der Borstenlänge) von einer schmalen, tiefen, rinnenförmigen Furche durchzogen; eine Ornamentierung fehlt.

Hannover, den 30. Juni 1905.

---

### Literaturverzeichnis.

W. MICHAELSEN,

1. Oligochaeta. Das Tierreich, 10. Lief. Berlin 1900.
2. Oligochäten von den Inseln des Pacific, nebst Erörterungen zur Systematik der Megascoleciden. Zool. Jahrb. Bd. XII. 1899.
3. Revision der KINBERGSchen Oligochätentypen. — Öfv. K. Vetensk.-Ak. Förh. Stockholm 1899.
4. Zur Kenntnis der Oligochäten. Abh. a. d. Geb. d. Naturw. Hamburg 1895.
5. Terricolen von verschiedenen Gebieten der Erde. Mitt. Naturh. Mus. XVI. Hamburg 1899.
6. Die Terricolen des Madagassischen Inselgebiets. Abh. d. Senckenbergischen naturf. Ges. XXI. Frankfurt a/M. 1897.
7. Die geographische Verbreitung der Oligochäten. Friedländer & Sohn, Berlin 1903.

8. Oligochäten. Abh. Senckb. naturf. Ges. XXIII. Frankfurt a/M. 1896.
  9. Terricolen der Berliner zool. Sammlung. II. Arch. f. Ntg. 1892.
  10. Die Terricolenfauna der Azoren. Abh. d. Ntw. Ver. Hamburg, XI, 1891.
- W. BL. BENHAM,
1. An account of *Acanthodrilus uliginosus* Hutton. Transact. New Zealand Inst. XXXIII. 1900.
  2. New species of *Perichaeta* from New Britain and elsewhere. Linn. Soc. Journ. Zool. XXVI. 1897.
- FRANK E. BEDDARD,
1. The earthworms of the Vienna Museum. Ann. a. Mag. Nat. Hist. 1892.
  2. On some species of the genus *Perichaeta*. Proc. Zool. Soc. London 1892.
  3. A revision of the earthworms of the genus *Amyntas* (*Perichaeta*). Proc. Zool. Soc. London 1900.
  4. On some earthworms from the Sandwich Islands. Proc. Zool. Soc. London 1896.
  5. A monograph of the order of *Oligochaeta*.
  6. On some new species of earthworms from various parts of the world. Proc. Zool. Soc. London 1892.
- DANIEL ROSA,
1. On some new earthworms in the British Museum. Ann. Mag. Nat. Hist. 1898.
  2. Die exotischen Terricolen d. k. k. naturh. Hofmuseums. Ann. k. k. Nath. Hofm. Wien 1891.
  3. I lombrichi raccolti a Sumatra. Ann. Mus. Genova XVI (36).
- R. HORST,
- Earthworms from the Malay Archipelago. Zool. Ergebn. einer Reise in Niederl. O.-Indien. Bd. II. Leiden 1892.
- H. UDE,
- Beiträge zur Kenntnis ausländischer Regenwürmer. Diese Zeitschrift. LVII. Bd. Leipzig 1893.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XVII.

- Fig. 1. *Maoridrilus Michaelsenii* nov. spec.  
 a, Gürtelregion.  
 b, Samentasche.  
 c, Penialborste.
- Fig. 2. *Maoridrilus purus* nov. spec.  
 a, Samentasche.  
 b, Penialborste.
- Fig. 3. *Maoridrilus tetragonurus* Michlsn.  
 a, Samentasche.  
 b, Penialborste.
- Fig. 4. *Notoscolex unipapillatus* nov. spec.  
 a, Gürtelregion.  
 b, Samentasche.



- Fig. 5. *Diporochaeta terraereginae* (Fletch.)  
a, Gürtelregion.  
b, Samentasche.
- Fig. 6. *Octochaetus Thomasi* Bedd.  
a, Gürtelregion.  
b u. c, Samentaschen.
- Fig. 7. *Octochaetus multiporus* Bedd.  
Samentasche.
- Fig. 8. *Dinodrilus gracilis* nov. spec.  
a, Gürtelregion.  
b, Samentasche.
- Fig. 9. *Holoscolex Reichei* nov. gen. nov. spec.  
Samentasche.
-

# Embryologie von *Physa fontinalis* L.

Von

Anton Wierzejski.

Mit Tafel XVIII—XXVII, 6 Furchungstabellen und 9 Textfiguren.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Einleitung . . . . .	503
2. Material und Methode . . . . .	505
3. Nomenklatur . . . . .	511
4. Abnormitäten; ungefurchtes Ei . . . . .	513
I. Furchung . . . . .	518
5. Furchungsgeschichte bis 123 Zellen . . . . .	518
Der umgekehrte Furchungsmodus . . . . .	523
Allgemeines über die Ectosomen . . . . .	534
6. Geschichte des ersten Quartetts . . . . .	552
a. Das Kreuz . . . . .	552
b. Die Trochoblasten . . . . .	562
c. Bemerkungen über das sogen. »Apikalorgan« . . . . .	562
7. Geschichte des zweiten Quartetts . . . . .	564
8.       »       »       »       »       »       » . . . . .	569
9. Zahl der Ectomerenquartette . . . . .	577
10. Entoderm . . . . .	579
11. Primäres Mesoderm . . . . .	584
12. Furchungshöhle. . . . .	589
II. Vergleichende Betrachtungen . . . . .	598
13. Spiralfurchung . . . . .	598
14. Allgemeine Betrachtungen über das sekundäre Mesoderm . . . . .	604
15.       »       »       »       »       »       » primäre       » . . . . .	611
16. Rudimentäre Zellen . . . . .	625
17. Gastrulation . . . . .	633
III. Entwicklung der Organe . . . . .	640
18. Larvale Organe. . . . .	640
a. Velum . . . . .	640
b. Urniere . . . . .	643
c. Nuchalzellen . . . . .	658
19. Definitive Organe. . . . .	663
a. Nervensystem . . . . .	663
b. Darmkanal . . . . .	665
c. Definitive Niere . . . . .	685
IV. Résumé. . . . .	692
Literatur . . . . .	696
Erklärung der Abbildungen . . . . .	698

## 1. Einleitung.

Als ich mich vor einigen Jahren mit der Embryologie von *Physa* zu befassen begann und zunächst den Reifungs- und Befruchtungsvorgang bei derselben in Gemeinschaft mit v. KOSTANECKI verfolgte und als es uns gelang positive Resultate zu erzielen ('96), fühlte ich mich veranlaßt, die Untersuchung auf den ganzen Furchungsprozeß bei dieser Form auszudehnen. Sie schien aus dem Grunde besonders interessant zu sein, weil es sich schon beim Studium der Anfangsphasen der Furchung herausstellte, daß sie zu den wenigen Gastropoden gehört, bei denen der sog. »umgekehrte« Furchungsmodus festgestellt wurde.

Ferner hat die weitere Forschung gezeigt, daß das Mesoderm von *Physa* nicht ausschließlich aus den Urmesodermzellen, sondern außerdem noch aus zwei Zellen der Ectodermgeneration seinen Ursprung nimmt. Ein analoger Befund war damals nur bei *Unio* (LILLIE, '93) bekannt und gleichzeitig machte ihn auch CONKLIN ('97) bei *Crepidula*.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen über den Furchungsprozeß bis zur Anlage des soeben erwähnten Mesoderms, das ich als »sekundäres« bezeichnete, wurden im Jahre 1897 in einer vorläufigen Mitteilung veröffentlicht. Es handelte sich nunmehr eine in Aussicht gestellte ausführliche, durch Tafeln erläuterte Darstellung folgen zu lassen.

Verschiedene Umstände haben jedoch dazu beigetragen, daß die Veröffentlichung dieser Arbeit bis dato aufgeschoben werden mußte. Unter andern war es der Vorsatz die Descendenz möglichst genau bis zur Anlage der Organe zu verfolgen, ein Vorsatz, dessen Ausführung sehr zeitraubend ist, während der Erfolg nicht immer unsern Erwartungen entspricht. Denn, wenn es auch gelingt in der Aufdeckung der Zelldescendenz bis zu Stadien mit relativ sehr hoher Blastomerenzahl vorzudringen, so stehen wir dennoch den späteren Stadien zumeist ratlos gegenüber und sind leider außer stande bei der Organogenese die Schicksale einzelner Zellterritorien mit mathematischer Sicherheit der Anfangsstadien zu verfolgen.

Es wäre aber verfehlt, wollten wir nur aus diesem Grunde unsre Untersuchungen bei einer bestimmten Phase abbrechen, denn ohne eine wenigstens annähernde Kenntnis dieser Schicksale wären wir bei Feststellung der Beziehungen zwischen einzelnen Blastomeren, den Keimblättern und Organanlagen bei verschiedenen Formen ganz und

gar auf Vermutungen angewiesen. Wenn es also oft unmöglich ist das Ideal derartiger Forschung zu erreichen, d. i. die Geschichte der individuellen Blastomeren durch alle Phasen der Entwicklung des Keimes bis zur Ausbildung von definitiven Organen zu verfolgen, so ist es allerdiess sehr wünschenswert, dieselbe bis zu den weitesten Grenzen kennen zu lernen. Sicherlich wären viele embryologische Irrtümer vermieden, wenn sich die Ableitung der Organe auf die sichere Grundlage der Zelldescendenz gestützt hätte.

Von dieser Überzeugung ausgehend habe ich in meinen Untersuchungen die Descendenz sogar solcher Blastomeren bis zu weit fort gerückten Furchungsstadien zu verfolgen versucht, deren Rolle beim Aufbau des Keimes untergeordnet zu sein scheint, denn man kann es im vorhinein nicht wissen, welche Dienste die Kenntnis der Descendenz eines Zellterritoriums beim Studium der Organogenese erweisen kann.

Das Hauptaugenmerk wurde jedoch der Descendenz der beiden Mesodermanlagen zugewendet, welche bekanntlich in der neueren Literatur Gegenstand lebhafter theoretischer Erörterungen geworden sind. Für das Studium ihrer wechselseitigen Beziehungen ist *Physa* gerade ein sehr günstiges Untersuchungsobjekt. Außerdem wurde auch der Descendenz des Entoderms und des ersten Quartettes große Sorgfalt gewidmet. Wofern es beim Studium der Zelldescendenz gelungen ist bis zur Anlage der Organe auf sicherer Basis vorzudringen, wurde auch die Entwicklung der letzteren in den Kreis meiner Beobachtungen einbezogen. Vor allem handelte es sich um diejenigen Organe, welche aus dem mittleren Keimblatte ihren Ursprung nehmen. Ein systematisches Studium der Organogenese wurde bei unsrer Form nicht bezweckt, deshalb hat der betreffende Teil dieser Arbeit keinen Anspruch auf eine erschöpfende Darstellung der gesamten Organogenese.

Was die allgemeinsten Fragen der modernen Morphogenie anbelangt, bin ich im Laufe meiner Untersuchungen zur Überzeugung gelangt, daß das vorliegende Material noch viel zu spärlich und in mehrfacher Beziehung zu wenig kritisch ist, als man darauf weittragende theoretische Spekulationen namentlich in phylogenetischer Richtung stützen könnte. Dieser Umstand macht es uns zur doppelten Pflicht für wiederholte und vielseitige Erforschung der individuellen Entwicklung zu sorgen, um eine möglichst breite und solide Basis für weitgehende theoretische Betrachtungen zu gewinnen. Freilich hätte die Erfüllung dieser Pflicht nach Ansicht derjenigen Forscher,

welche nur dem Experiment einen wissenschaftlichen Wert zuschreiben, eine bloß untergeordnete Bedeutung, wir huldigen aber mit CONKLIN, LILLIE u. a. der Überzeugung, daß eine tunlichst gründliche Erkenntnis der Tatsachen der normalen Entwicklung zum Verständnis der morphogenetischen Prozesse wesentlich beitragen kann.

Krakau, Ende März 1905.

## 2. Material und Methode.

*Physa fontinalis* L. kommt bei Krakau in allen stehenden Gewässern, sogar in tieferen Wassergräben ziemlich häufig vor. Sie hält sich während der Laichzeit am liebsten an Stellen auf, welche mit *Elodea canadensis* dicht bewachsen sind und kann mit dieser Pflanze mit einem Netz ans Ufer gezogen und meistens in großer Anzahl abgelesen werden.

Die Eiablage beginnt im Freien, wenn der Frühling zeitlich anbricht, bereits im April, sonst erst im Mai und dauert bis in den September fort. Am regsten ist sie wohl im Mai und Anfang Juni, später nimmt die Laichproduktion stetig ab, so daß man im August nur sehr vereinzelte Gelege findet, im September dagegen laichen wahrscheinlich nur Tiere jüngerer Generationen. In Aquarien beginnen die Schnecken schon im März zu laichen, wenn der Februar ausnahmsweise so warm war, daß die Eisdecke in den Teichen zeitweise verschwunden ist und sich Gelegenheit dargeboten hat, geschlechtsreife Tiere zu sammeln.

Der Laich wird, sowohl im Freien als auch in Aquarien, in glashellen Gallertklumpen von unregelmäßig oblonger Form und äußerst wechselnder Größe an verschiedene im Wasser untergetauchte Gegenstände abgesetzt, am liebsten an *Elodea canadensis*, *Lemna*, *Myriophyllum*, sonst auch an faulende Blätter, Baumreiser, glatte Steine und in der Gefangenschaft ausnahmsweise auch an die Glaswände der Behälter.

Die hyalinen Gallertklumpen der einzelnen Gelege enthalten eine sehr wechselnde Zahl von rundlichen, ebenfalls durchsichtigen Eikapseln, von einer einzigen bis über 20, durchschnittlich aber etwa 10 Stück. Lebensfrische Laichtiere setzen unter normalen Bedingungen zahlreiche und dabei recht große, vielkeimige Laichklumpen ab, während Exemplare mit erschöpfter Keimdrüse oder in ungünstigen Lebensbedingungen, z. B. in ungenügend durchlüfteten Aquarien, vorwiegend kleine, bloß wenige, oder ein einziges Ei enthaltende Gelege liefern. Manchmal sind dieselben sogar ganz leer, oder nur mit kleinen Spermaaballen versehen. Hat man einmal diese Tatsache, sei es an Zuchttieren, sei es in der freien Natur, festgestellt, so wird man nie in Verlegenheit sein, zu entscheiden, welcher Laich sich zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen am besten eignet. Sobald man nämlich im Aquarium bemerkt, daß die Gelege rapid kleiner und keimärmer werden, so ist es ein Zeichen, daß man entweder die Zuchttiere in frisches Wasser bringen, oder ihnen reichlichere Nahrung<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Das beste Nahrungsmittel sind für *Physa* halb vermoderte Baumblätter, etwa Ulmen- oder Erlenblätter, die in loser Schicht den Boden des Aquariums bedecken und von äsenden Tieren gern aufgesucht werden.

darbieten muß, oder dieselben überhaupt durch frisch gesammelte ersetzen. Manchmal erweisen sich auch frisch gebrachte Tiere zur Zucht und Laichgewinnung unbrauchbar, wenn sie in verdorbenem Wasser lebten oder von ihren gewöhnlichen Parasiten (*Chaetogaster*) zu stark befallen wurden. Meinerseits wurde stets für frischen, sowohl von freilebenden wie von Zuchttieren stammenden Laich gesorgt und zwar erfolgte die Fixierung möglichst bald nach dem Einsammeln.

Zum Fixieren wurden verschiedene Flüssigkeiten gebraucht, je nach dem Zweck, zu welchem das Material konserviert werden sollte. Für Schnitte wurden die von der Gallerte auf mechanische Weise mittels Präpariernadeln befreiten Eikapseln mit einer konzentrierten Sublimatlösung (mit oder ohne Zusatz von Eisessig) in der üblichen Weise behandelt; dagegen für das Studium der Eier in toto, wurden letztere nur auf etwa 2—4 Minuten in eine konzentrierte Sublimatlösung gebracht, und sobald das Eiweiß milchig getrübt und fast ganz undurchsichtig geworden ist, rasch mit destilliertem Wasser oder 15%igem Alkohol abgespült und in einer von diesen Flüssigkeiten belassen. Schon nach etlichen Minuten gelingt das Herausschälen der gelben Eikeime aus den Kapseln mittels Nadeln sehr leicht und man überträgt die freigelegten Stücke in 30%igen Alkohol, wo sie einige Stunden zu verbleiben haben, worauf sie in steigendem Alkohol mehrere Stunden gehärtet werden. Die Anwendung der Jodtinktur halte ich bei der Kleinheit der Objekte für überflüssig.

Auf diese Art konservierte Embryonen eignen sich ganz besonders zur Untersuchung der äußeren Gestalt, sowie zum Studium gewisser Zellstrukturen und Organanlagen, desgleichen auch zum Schneiden; weniger günstig sind sie dagegen für das Studium der Zelldescendenz.

Auch die FLEMMINGSche Flüssigkeit liefert ganz gute Resultate und wird in ähnlicher Weise gebraucht wie Sublimat. Es werden namentlich die von der Gallerte befreiten Eier ganz kurz mit einer mittelstarken Lösung derselben behandelt, mit Wasser abgespült und nach Verlauf von 15—30 Minuten in der üblichen Weise mit Nadeln herausgeschält, worauf sie zunächst in 30%igen Alkohol auf etwa 12 Stunden kommen und dann die stärkeren Alkohole durchlaufen werden<sup>1</sup>.

Das in FLEMMINGScher Flüssigkeit fixierte Material eignet sich wenig zum Studium der Zelldescendenz, weil die Zellgrenzen nicht scharf genug hervortreten, ist aber sonst sehr brauchbar, weil in demselben die äußere Form der Embryonen sowie die feinsten Plasmafortsätze vorzüglich erhalten bleiben.

Außer den genannten Fixierungsmitteln habe ich auch einige andre Versuchsweisen angewendet, so z. B. die von CONKLIN bei seinen *Crepidula*-Studien und von HOLMES bei *Planorbis* mit dem besten Erfolg benutzte KLEINENBERGSche Pikrinschwefelsäure. Da ich indessen weder bei Anwendung dieser noch bei andern Säuren völlig zufriedenstellende Resultate erzielen konnte, habe ich schließlich der PERÉNYISchen Flüssigkeit, welche mir stets die besten Dienste leistete, vor allen andern den Vorzug gegeben. Bei Anwendung der letzteren hat sich mir in der Praxis folgendes Verfahren als das einfachste und sicherste ergeben.

Die zu fixierenden Eierklumpen werden mit der Gallerte, so wie den Gegenständen, an denen sie haften, z. B. Blättern und Stengeln von *Elodea*,

<sup>1</sup> Diese Methode wird von mehreren Forschern empfohlen (SCHMIDT, '90, KOFOID, '95 u. a.).

in die zur Hälfte mit Wasser verdünnte PERÉNYISCHE Flüssigkeit<sup>1</sup> geworfen, in welcher sie bloß so lange zu liegen haben, bis das Eiweiß der Eikapseln, welches unter der Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit momentan ganz undurchsichtig geworden ist, bald aber sich wieder aufhellt, neuerdings sich milchig zu trüben beginnt. Dieses Verhalten des Eiweißhofes ist um so leichter zu beobachten, als die Gallerthülle völlig hyalin verbleibt. Soll die Fixierung, besonders aber das nachherige Herausschälen der Eier, gelingen, so muß man genau achtgeben, daß der Augenblick, in welchem die abermalige Trübung des Eiweißes sich einzustellen beginnt, nicht verpaßt werde, da es erfahrungsmäßig der richtige Zeitpunkt ist, die Einwirkung des Fixierungsmittels zu unterbrechen und dasselbe durch 15%igen Alkohol zu ersetzen. Letzterer wird zwei- bis dreimal in kurzen Intervallen gewechselt. Nun kann man sogleich die Eikapseln von der Gallerte zu befreien beginnen. Dieses geschieht am leichtesten, wenn die einzelnen Gallertklümpchen auf eine trockene schwarze Porzellanplatte gebracht werden und die weißlichen Eikapseln mittels Nadeln herauspräpariert werden. Je genauer die zähe Gallerthülle entfernt wird, desto besser gelingt nachher das Sprengen der Eikapseln selbst. Die herauspräparierten Eikapseln gelangen abermals in 15%igen Alkohol und können darin etwa 1½ bis höchstens 2 Stunden verbleiben. Sobald man übrigens bemerkt, daß das opake Eiweiß in den merklich aufquellenden Kapseln durchscheinend zu werden beginnt, kann man das Herausschälen der Eikeime unverzüglich vornehmen. Diese Aufgabe setzt allerdings einige Übung und Geschicklichkeit voraus, doch sind die wenigen und einfachen Kunstgriffe in der Praxis sehr bald erlernt. Die Hauptbedingung des Gelingens liegt in der richtigen Fixierung und der davon abhängigen Konsistenz des Eiweißes. Das Sprengen der Kapselhüllen wird wesentlich erleichtert, wenn man sich möglichst scharfer und starrer Nadeln bedient und allen Alkohol um das Ei herum entfernt, da sonst die schlüpfrige Kapsel der Nadelspitze fortwährend entweicht. Außerdem soll man es peinlich vermeiden, den frei ausfließenden Keim mit der außerordentlich klebrigen Kapselmembran in Berührung zu bringen, da er an ihr so fest haften bleibt, daß die Isolierung desselben in unversehrtem Zustand in der Regel mißlingt. Jetzt werden schnell mit einer feinen Pipette einige Tropfen 15%iger Alkohol zugesetzt, der Keim behutsam aufgefangen und in ein Uhrschälchen mit 30%igem Alkohol übertragen. Letzterer muß während der Arbeit öfters gewechselt werden, weil er beim Übertragen der Eier fortwährend verdünnt wird. Es ist überhaupt zu bemerken, daß der schwache Alkohol nicht zu lange auf die Objekte einwirken darf, da sie sonst leicht maceriert werden und an den Uhrschälchen kleben bleiben. Es ist daher besonders dem minder Geübten und langsamen Arbeiter anzuraten, stets nur kleine Portionen des Laiches auf einmal in Arbeit zu nehmen. Die ganze Operation des Herausschälens wird selbstverständlich unter dem Präpariermikroskop ausgeführt.

Die in 30%igem Alkohol aufbewahrten Keime werden nach etwa 12 Stunden in steigendem Alkohol gehärtet und schließlich in 96%igem aufbewahrt.

Von manchen Forschern (KOFOID, HOLMES) wird zum Auflösen der Gallerte und des Eiweißes eine 0,75%ige Kochsalzlösung empfohlen. Da die Keime bei

<sup>1</sup> Da in der gewöhnlichen Mischung nach der neueren Erfahrung gewisse Bestandteile des Zellplasmas aufgelöst werden, so wurde als Stammlösung die stärkere benutzt: 40 ccm 35%iger Salpetersäure, 30 ccm 0,5%iger Chromsäure und 30 ccm 96%igen Alkohol.

längerer Einwirkung der Salzlösung mehr oder weniger aufquellen, empfiehlt HOLMES, derselben einige Tropfen der Fixierungsflüssigkeit zuzusetzen. Ich habe diese Methode versuchsweise angewendet, konnte aber die Auflösung des Eiweißes ohne Schädigung des Keimes nicht zu stande bringen. Praktischer dürfte das von CHILD empfohlene Verfahren sein, welches darin besteht, daß die Gallerte erst nach Fixierung in einem beliebigen Säuregemisch (Chromsäuregemische ausgenommen) und nach Härtung in Alkohol aufgelöst wird. Nach seiner Erfahrung löst sich dieselbe in jeder sehr verdünnten Säure auf. Da jedoch das in den Eikapseln enthaltene Eiweiß nach der Härtung nicht löslich ist, so habe ich diese Methode für *Physa* bloß dann anwenden können, wenn es sich um ein zum Schneiden bestimmtes Material handelte.

Für meine Untersuchungen habe ich daher hauptsächlich ein in der oben angegebenen Weise in PERÉNYISCHER Flüssigkeit fixiertes Material verwendet, weil es sich zum Studium der Zelldescendenz ganz besonders eignet. Es treten nämlich an gelungenen Präparaten alle gewünschten Details, wie Zellgrenzen, Kerne, Mitosen, Zwischenkörper u. dgl. mit großer Klarheit und Schärfe hervor und zwar sowohl im Oberflächenbilde als auch in den tieferen Schichten der Embryonen.

Zur Tinktion der Präparate habe ich vorwiegend kristallinisches Hämatoxylin gebraucht.

Neben dem kristallinischen wurde auch öfter das DELAFIELDSCHE Hämatoxylin verwendet und zwar sowohl in neutraler als auch in einer sehr schwach angesäuerten Lösung. Letztere wird sowohl von CONKLIN als auch von HOLMES sehr warm empfohlen und liefert in der Tat ganz hübsche und dauerhafte Tinktionen, wenn die Präparate in KLEINENBERGSCHER Pikrinschwefelsäure fixiert worden sind. Weniger empfehlenswert habe ich diese Tinktionsmethode für *Physa* gefunden, deren Laich in PERÉNYISCHER Flüssigkeit fixiert wurde. Das saure Hämatoxylin gibt nämlich besonders bei älteren Furchungsstadien deshalb keine günstige Färbung, weil es die im Plasma enthaltenen Eiweißkügelchen ebenfalls färbt, wodurch das Präparat an Durchsichtigkeit einbüßt. Die erwähnten Eiweißelemente kommen auch in dem Falle störend zum Vorschein, wenn man die mit DELAFIELDSCHEM Hämatoxylin tingierten Präparate mit saurem Alkohol nachbehandelt.

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß man sich bei embryologischen Untersuchungen mit einer einzigen oder zwei Tinktionsmethoden nicht begnügt, sondern der beabsichtigten Wirkung entsprechend deren mehrere in Anwendung bringt, zumal für Schnitte. Doch selbst die exakteste Tinktion läßt zuweilen den Embryologen im Stich und man ist genötigt, zur Metallimprägnation zu greifen.

Es wurde namentlich von HOLMES (1900) in dessen Untersuchungen über *Planorbis* die Silbernitratmethode fleißig und mit gutem Erfolg angewendet, was mich veranlaßt hat, seinem guten Beispiel zu folgen. HOLMES verfährt folgendermaßen. Er überträgt die Eier aus den Eikapseln direkt in eine 0.75%ige Silbernitratlösung, setzt sie in einem Uhrschildchen durch längere Zeit dem direkten Sonnenlicht aus, kontrolliert von Zeit zu Zeit unter dem Mikroskop und sobald das Mosaik der Zellengrenzen mit gewünschter Schärfe zum Vorschein kommt, spült er das Präparat mit destilliertem Wasser gehörig ab, setzt einige Tropfen von 0.5%iger unterschwefliger Natriumlösung auf bloß 3—4 Sekunden hinzu, damit der Silberniederschlag nicht ganz aufgelöst werde, und wäscht schließlich mit konzentrierter Pikrinsäure aus. Diese dient zugleich



als Fixierungsmittel und übt keine nachteilige Wirkung auf das imprägnierte Präparat aus.

Die HOLMESSche Methode gibt bei einiger Übung sehr befriedigende Resultate. Das Versilbern an und für sich bereitet keine Schwierigkeiten. Dagegen verlangt das Auswaschen mit Natriumhyposulfit große Vorsicht und Geschicklichkeit, wenn das Präparat nicht verdorben werden soll. Bei zu kurzer Einwirkung ist die Reduktion unzureichend, bei längerer Dauer wird das Präparat zu stark entfärbt und durch Quellung verdorben. Diese Methode hat überhaupt ihre Launen, welche man durch Erfahrung zu beseitigen lernen muß. Präparate, die zu lange in der Silbernitratlösung dem Sonnenlichte ausgesetzt waren, sind zu dunkel und brüchig; im entgegengesetzten Fall bleiben die Zellgrenzen verschwommen. Ebenso geht es mit der Reduktion des Silbers. Im allgemeinen gelingt die Versilberung bei älteren Stadien viel leichter als bei jüngeren.

Ich habe diese Übelstände zu umgehen versucht und dabei ebenfalls gute Resultate erzielt. Ich bringe die Eier samt den Eikapseln in eine 0,75%ige Silbernitratlösung und belasse sie unter fortwährendem Umrühren in derselben so lange im direkten Sonnenlicht, bis die Eischale sich zu bräunen anfängt. Dies ist der richtige Zeitpunkt, wo die Konturen deutlich hervortreten beginnen und das Eiweiß eine günstige Coagulation erleidet. Dann werden die Keime in der Silberlösung herausgeschält und entweder mit schwachem Alkohol ausgewaschen, oder, falls die Konturen noch wenig deutlich sind, in der Nitratlösung nochmals der Sonne ausgesetzt und fleißig kontrolliert, bis das Liniennetz derselben mit gewünschter Schärfe zum Vorschein kommt, endlich werden die Keime in steigendem Alkohol gehärtet und in Balsam montiert.

Für jüngere Stadien hat die Metallimprägnation einen geringen Wert, für Anfangsstadien ist sie sogar entbehrlich. Bei älteren Keimen dagegen, mit gut differenzierter Interzellularsubstanz, liefert sie sehr instruktive Bilder. An gelungenen Präparaten treten namentlich einzelne Zellterritorien mit markanter Schärfe und Klarheit hervor; wie HOLMES richtig angibt, werden gewisse Zellen dunkler abgetönt wie die andern, infolgedessen die Trochoblasten und die Zellen der Kopfblase stets durchsichtig bleiben, während die dunklere Kreuzfigur sich von der hellen Umgebung vorzüglich abhebt und die sofortige Orientierung des Keimes ermöglicht. Besonders hübsche Bilder erlangt man bei Gastrulastadien und jungen Larven. Obgleich hier bereits Hunderte von Zellen vorhanden sind, treten die Grenzen jeder einzelnen mit schematischer Klarheit hervor, so daß der Fortgang der Zellvermehrung in den einzelnen Organanlagen mit größter Genauigkeit verfolgt werden kann. In dieser Beziehung leistet die Methode tatsächlich die besten Dienste und läßt sich durch keine andre ersetzen.

Die meisten Embryologen empfehlen zum Aufbewahren des konservierten Materials den Kanadabalsam. Selbst ältere Balsampräparate sollen sich zur allseitigen Untersuchung qualifizieren. Man braucht nur einen Tropfen Xylol am Rande des Deckglases zuzusetzen, um den Balsam wieder flüssig zu machen und das Objekt nach beliebiger Richtung rollen zu können. Es ist schon richtig, daß der an den Deckglasrändern eintrocknende Balsam sich nach Verlauf von einigen Tagen und selbst Wochen leicht verflüssigen läßt. Sollen aber die Präparate nach Monaten behufs Untersuchung unter Deckglas gerollt werden, dann reicht selbst reichlicher Xylolzusatz nicht aus, und das Objekt wird bei dem ersten Rollversuche ruiniert. Ich habe es deshalb vorgezogen, meine Präparate entweder in reinem Nelkenöl aufzubewahren oder in einem Gemisch

von Nelkenöl und Kanadabalsam<sup>1</sup>, welches nicht so schnell eintrocknet wie der bloß in Xylol aufgelöste Kanadabalsam. Derartige Präparate müssen zwar von Zeit zu Zeit nachgefüllt werden, man hat aber den Vorteil, daß sie ohne bedeutenden Zeitverlust stets gebrauchsfähig bleiben, allenfallsig auf ein andres Objektglas übertragen oder im Bedarfsfalle nachgefärbt werden können. Trotz dem großen Brechungsindex des Nelkenöls eignen sich in demselben aufbewahrte Präparate von Furchungsstadien und Embryonen ganz gut sowohl zum Studium als auch zur Anfertigung von Camerazeichnungen, da sowohl die äußeren Konturen gut fixierter und gefärbter Objekte, als auch die tiefer gelegenen Zellen sehr scharf hervortreten.

Es mag noch erwähnt werden, daß ich statt der als Füßchen der Deckgläser allgemein empfohlenen Capillarröhrchen Papierstreifen von entsprechender Stärke benutzte, welche mit Syndetikon an zwei entgegengesetzte Ränder des Deckglases festgeklebt wurden. Ich habe stets eine Serie derart präparierter Deckgläschen im Vorrat gehalten. Diese auch von HOLMES angewandten Papierstreifen erwiesen sich bei weitem praktischer als die Glasröhrchen, da letztere beim Verschieben des Deckglases nach allen Richtungen ihre Lage verändern, sehr oft dem Keime zu nahe kommen, oder gar herausgleiten und außerhalb des Deckglases geraten, wobei das Präparat zugrunde geht.

Wir widmen noch einige Worte der Untersuchung selbst. Sie wurde an einem ungemein reichen Material vorgenommen, welches ich möglichst eingehend auszunutzen bestrebt war. Es wurde sowohl eine Unzahl von Präparaten, als Zeichnungen und Skizzen in Überfluß angefertigt, von denen kaum ein Drittel in den beigegebenen Tafeln Aufnahme finden konnte. Daß eine so peinliche Gründlichkeit geboten war, werden mir wohl alle Embryologen zugeben, welche die Zelldescendenz genau zu erforschen bemüht waren. Die Erfahrung lehrt, daß bei derartigen Studien die Schwierigkeit darin liegt, eine der Wirklichkeit entsprechende, kontinuierliche Reihe von Furchungsstadien festzustellen. Denn einerseits gibt es gleichalterige Furchungsstadien mit verschiedener Zellenzahl, andererseits Keime mit der nämlichen Zellenzahl, welche in sonstigen Beziehungen so verschieden sein können, daß man ohne zahlreiche und sehr naturgetreue Zeichnungen nicht imstande ist, die genugsam untersuchten Phasen richtigerweise aufeinander zu beziehen und den Fortgang des Furchungsprozesses klarzulegen. Sonst führt das beiläufige Zusammenstellen ähnlicher Stadien auf spekulativer Grundlage zu Fehlschlüssen, welche besonders beim Studium der Organogenie zu verhängnisvollen Irrtümern Anlaß geben können.

Es erübrigt noch hervorzuheben, daß sowohl nach meiner Erfahrung als auch derjenigen von JENNINGS und CHILD das künstliche Licht beim Studium des Furchungsprozesses bei weitem günstiger ist als das Tageslicht, ferner, daß optische Schnitte viel sicherere Resultate geben als wirkliche Serienschnitte. Man kann selbstverständlich auch letztere unter keiner Bedingung entbehren und so habe auch ich eine stattliche Anzahl von Schnittpräparaten angefertigt und selbe in mehreren Fällen zu Rate gezogen. Doch habe ich mich bald überzeugt, daß sie in organogenetischen Fragen an und für sich nicht entscheidend sein können und die meisten Embryologen dürften mir in dieser Hinsicht bei-

---

<sup>1</sup> Wie ich soeben mit Genugtuung erfahre, wurde diese Methode auch von MEAD ('97) bei seinen Studien über marine Anneliden zur Aufbewahrung der Keime mit Vorteil angewendet.

stimmen. Demgemäß wird man im Abschnitte über den Furchungsprozeß nur ausnahmsweise Schnitte abgebildet finden.

Was die Auswahl und Zahl der Abbildungen anbelangt, stößt der Leser embryologischer Arbeiten öfters auf Schwierigkeiten, wenn der Verfasser mit denselben zu sparsam war und die abgebildeten Entwicklungsstadien zu große Lücken aufweisen oder gar nur fragmentarisch vorgeführt werden. Im Interesse des Lesers war ich daher bestrebt, den Text durch eine tunlichst lückenlose Serie der Furchungsbilder zu erläutern. Außerdem wurde von jedem Stadium sowohl die animale, als die vegetative Keimhälfte abgebildet, wobei sämtliche Figuren in streng derselben Weise orientiert wurden, um das Aussuchen korrespondierender Teile zu erleichtern und das Herauslesen des Entwicklungsganges aus den Figuren allein zu ermöglichen. Der Übersichtlichkeit halber wurden histologische Details, wie z. B. die feinere Struktur der Kerne, sowie die plastische Schattierung weggelassen. Um so größerer Nachdruck ist auf die Schärfe der Konturen der einzelnen Blastomeren und auf eine ausgiebige Zellensignification gelegt worden. Dadurch wird man wohl imstande sein, selbst ohne den Text zu Hilfe zu ziehen, aus den Abbildungen die Entwicklungsgeschichte der *Physa* in ihren Hauptzügen herauszulesen.

Dieses wenige zur Rechtfertigung der relativ großen Zahl der Tafeln und ihrer Einfachheit.

### 3. Nomenklatur.

In meiner vorläufigen Mitteilung über die Mesodermbildung bei *Physa* ('97) habe ich ein System befolgt, welches von KOFOID ('94) in dessen *Limax*-Arbeit in Anwendung gebracht wurde. Jenes System besitzt unverkennbare Vorzüge und hat tatsächlich mehrfach Annahme gefunden, wie z. B. von JENNINGS ('96), nach dessen Ansicht dasselbe von allen andern vorgeschlagenen Systemen den Vorzug verdient. Im Laufe der Untersuchung habe ich indessen allmählich die Überzeugung gewonnen, daß das zwei Jahre vorher von WILSON ('92) eingeführte System der Furchungsnomenklatur in bezug auf Übersichtlichkeit und Bequemlichkeit so große Vorteile bietet, daß ich schließlich die KOFOIDSche Signifikation aufgegeben und die Nomenklatur WILSONS angenommen habe. Die letztere bietet vor allem diesen Vorteil, daß sie nicht nur die Entomeren und Ectomeren auf den ersten Blick als solche zu erkennen erlaubt, sondern auch die Abstammung der Zellen von den betreffenden Quartetten anzeigt, was besonders bei der Ableitung der einzelnen Organe von Wichtigkeit ist. Bestimmend war für mich außerdem der Umstand, daß man sich in den bedeutendsten einschlägigen Publikationen der letzten Jahre (CONKLIN, CHILD, HOLMES, MEAD, CARAZZI u. a.) fast allgemein dieses Systems bedient hat, so daß es geboten schien, auch den vorliegenden Ergebnissen eine Fassung zu geben, welche einen Vergleich der behandelten Ontogenie mit verwandten Furchungstypen

wesentlich erleichtert. Dies um so mehr als in der letzten Zeit ROBERT ('03) auch die Ergebnisse derjenigen Embryologen, die andre Bezeichnungssysteme befolgten, in die Ausdrucksweise der von uns gewählten Nomenklatur übertragen hat.

Es ist nicht das ursprüngliche System WILSONS, welches ich anwende. Ich habe vielmehr mehrere, mitunter wichtige Verbesserungen und Änderungen berücksichtigt, welche von einzelnen Autoren in Vorschlag gebracht wurden. So halte ich vor allem die von CONKLIN ('97) eingeführte Neuerung für einen wesentlichen Fortschritt, die Zahl des Quartetts, welchem die Blastomere angehört, nicht im Exponent sondern als Koeffizient auszudrücken, wodurch die Nomenklatur in eine binäre umgewandelt wurde. Ferner habe ich nach dem Vorgange einiger neuester Autoren die Koeffizienten auch den Makromeren beigegeben, so daß man durch Signifikate auch bei diesen Zellen sofort unterrichtet ist, wie viel Zellgenerationen dieselben bereits geliefert haben. Desgleichen habe ich der Einheitlichkeit halber bei Bezeichnung eines Tochterzellenpaares nur die Lage desselben im Keime, nicht aber deren Größe in Betracht gezogen, so daß eine dem animalen Pol näher gelegene Zelle selbst dann einen kleineren (unpaaren) Exponent erhält, wenn sie auch bedeutend kleiner wäre, als ihre Schwesterzelle.

Die Prinzipien des WILSONSchen Systems an dieser Stelle nochmals auseinanderzusetzen, halte ich für überflüssig, da sie bereits von CONKLIN und andern Autoren genügend erörtert und klargelegt wurden und die Einzelheiten in deren Arbeiten nachgeschlagen werden können. Es sei nur für die in der Literatur minder bewanderten Leser bemerkt, daß die Bezeichnung der Blastomeren von den vier ersteren Zellen den sog. Makromeren  $A-D$  ihren Ausgang nimmt. Die abgeschnürten Mikromerenquartette heißen  $1a-1d$ ,  $2a-2d$  usw. Die Tochterzellen dieser Quartette erhalten Exponente, deren Ziffernzahl zugleich die Zahl der Generationen ausdrückt. Die Zelle  $1a$  liefert somit  $1a^1$  und  $1a^2$ , die Zelle  $1a^1$  liefert  $1a^{11}$  und  $1a^{12}$ ,  $1a^{11}$  gibt  $1a^{111}$  und  $1a^{112}$  usw. Nur bei den Descendenten der sogenannten Urmesodermzelle erleidet diese allgemeine Bezeichnungsregel eine kleine Modifikation.

Die Ausdrücke »läotrop« und »dextiotrop« werden in der allgemein für die Richtung der Spirale angewendeten Weise gebraucht.

#### 4. Abnormitäten.

Wie dies bei den meisten embryologisch untersuchten Mollusken, bei *Neritina* (BLOCHMANN), *Umbrella* (HEYMONS), *Crepidula* (CONKLIN), *Planorbis* (HOLMES), *Trochus* (ROBERT) u. v. a., beobachtet wurde, kommen auch bei *Physa* Fälle von abnormer Entwicklung nicht selten vor und würden es sicher verdienen, als Gegenstand einer besonderen Untersuchung behandelt zu werden, insofern sie uns erwünschte Aufschlüsse über den Einfluß verschiedener Faktoren auf die Entwicklung geben können. Die Abnormitäten betreffen sowohl normal gebildete, d. i. bloß einen einzigen Keim enthaltende, als auch anormale d. i. mehrere Keime enthaltende Eikapseln.

Unter den ersteren kommen besonders in frühen Stadien der Furchung teratologische Gebilde vor; weit seltener in vorgeschrittenen Entwicklungsphasen. Die von mir beobachteten Unregelmäßigkeiten betreffen entweder die Größe der Blastomeren, indem schon die erste Eiteilung auffallend inäqual ausfällt, oder es treten Hemmungen und Unregelmäßigkeiten in dem Teilungsprozeß selbst auf. So gelangte ein Fall zur Beobachtung, wo ein zweizelliges Stadium fünf gut ausgebildete Kerne besaß, von denen zwei in der einen drei in der andern Blastomere lagen; alle Kerne waren gleich groß und lagen dicht nebeneinander in der Nähe des animalen Poles. In einem andern Fall mit drei Blastomeren ist die Teilung der einen Eihälfte offenbar unterblieben und es waren in der betreffenden, merklich größeren Zelle zwei aneinandergedrückte Kerne zu sehen; die beiden andern Zellen, welche der zweiten geteilten Eihälfte entsprachen, waren völlig normal, nur in der Größe etwas ungleich. Es wurden auch multipolare Spindeln oft beobachtet und zwar nicht nur im ungefurchten Ei, was meistens auf Überfruchtung (Polyspermie) zurückgeführt wird, sondern auch in einzelnen Blastomeren älterer Stadien, z. B. eines 4zelligen und eines 24zelligen, wo sich diese Erscheinung eher durch lokale, pathologische Zustände in der Beschaffenheit der Centrosomen, bzw. des Cytoplasmas der betreffenden Zellen erklären läßt.

Auch unter Larven waren öfters mißgebildete Exemplare zu finden, mit buckligen Höckern oder mit enormer Kopfblase und verkümmertem Körper, auch solche ohne Entoderm und Mesoderm. Anenterische Larven sind aus dem Grunde besonders interessant, weil sie mit gesteigerter Energie rotieren und im Innern lose Brocken von Zell- und Dotterelementen enthalten.

In die zweite Kategorie gehören Eikapseln mit zahlreichen Eiern. Während solche mehrkeimige Kapseln bei gewissen Schnecken normal sind, wie z. B. bei *Umbrella*, wo die einzelnen Eikapseln 30–40 Keime umfassen, ist das Verhalten bei *Physa* entschieden teratologisch und gehört zu selteneren Ausnahmen. Es konnten dann in einer gemeinsamen Hülle 2, 6, 11, 14, ja in einem Falle sogar 20 Eikeime gezählt werden. Die Gallertklumpen bleiben dabei normal und enthalten gewöhnlich neben den mehrkeimigen auch gewöhnliche Kapseln mit einzelnen Eiern. In dem erwähnten extremen Falle enthielt das ganze Gelege 14 Eikapseln, von denen eine keinen Keim enthielt, 10 mit je einem, eine mit 2, eine mit 3 und eine mit 20 Keimen besetzt waren. In der letzteren befanden sich 19 Keime im 24zelligen Stadium und schienen in ihrer Entwicklung keine Störung erlitten zu haben, bloß ein Keim ist in der Entwicklung etwas zurückgeblieben. Die gemeinschaftliche Eikapsel war verhältnismäßig sehr groß, so daß die Keime bis zum Larvenstadium genügenden Platz in ihr gefunden hätten;

erst bei weiterer Entwicklung dürfte sich ein Mangel an Raum und Sauerstoff fühlbar gemacht haben. Leider bin ich auf diese Abnormität erst nach Fixierung des Materials aufmerksam geworden. Aus einigen Überresten zerbröckelter Zellen darf geschlossen werden, daß die Zahl der Eikeime in jener Kapsel ursprünglich noch größer war. In den beiden übrigen Kapseln (mit 2 und 3 Keimen) waren normale 32 zellige Stadien zu sehen. Besondere Erwähnung verdient ein Fall wo 17 Keime in einer Kapsel vereint waren. Von einer gemeinschaftlichen Dotterhülle umschlossen lagen sie dicht nebeneinander; sieben Exemplare waren in normaler Weise bis zum Veligerstadium vorgeschritten; zwei in gleicher Entwicklungsphase begriffene Stücke waren mit einem Teile der vegetativen Hälfte miteinander verwachsen und die übrigen haben zwei Drillingsgruppen auf ähnliche Weise erzeugt; beide letzteren waren bis auf die Verwachsungsstelle vollkommen normal ausgebildet (Textfig. 1). Auch in dieser Kapsel befanden sich an einem Pole Überreste von zerbröckelten Keimen angesammelt, die auf eine ursprünglich größere Zahl von Embryonen hindeuten, welche aber auf verschiedenen Entwicklungsstufen im Kampf ums Dasein erlegen sind. Je weiter nämlich die Entwicklung fort-



Textfig. 1. Abnormität.

schreitet, desto mehr Raum und Luft müssen einzelne Embryonen beanspruchen, um fortkommen zu können, desto mehr Exemplare müssen zugrunde gehen.

Die Ursachen der Erzeugung von mehrkeimigen Eikapseln können sowohl in der Einwirkung äußerer als auch innerer Faktoren gesucht werden. Erstere wirken direkt auf das Wohlbefinden der Tiere und indirekt auf den Vorgang der Erzeugung des Laichs, letztere liegen in irgend welcher Afficierung des ganzen Geschlechtsapparates oder lokaler, momentaner Störung seiner Funktion. Ohne letztere Annahme würde es schwer zu verstehen sein, warum in einem und demselben Gelege die Mehrzahl der Kapseln normal und bloß einige wenige abnorm gebildet sind<sup>1</sup>.

Was die anormale Entwicklung von Keimen in normalen Eikapseln betrifft, so kann die Einwirkung äußerer Faktoren experimental nachgewiesen werden. Für *Physa* ist dies zum Teil geschehen, denn es wurde gar oft die Erfahrung gemacht, daß der Laich von Tieren, die absichtlich in ungünstige Lebensbedingungen gebracht, oder bereits erschöpft, oder von Parasiten befallen waren, sich zunehmend anormal entwickelt. Außerdem wurde das Gelege im Seewasser von verschiedener Konzentration gezüchtet und dabei interessante Resultate erzielt, über die ich seinerzeit eingehender zu berichten gedenke. Das Wesentlichste möge schon hier in aller Kürze verzeichnet werden. Setzt man zum Süßwasser 5% Seewasser hinzu, dann geht die Furchung noch ohne merkliche Störung vor sich. In 10%iger Mischung beginnen bereits teratologische Furchungsbilder aufzutreten und werden um so häufiger, je mehr man das Süßwasser mit Salzwasser versetzt. Es hat sich indessen gezeigt, daß die Keime selbst eine 25%ige Mischung vertragen, wenn sie dazu durch ganz

<sup>1</sup> Bemerkenswert ist der Umstand, daß bei *Trochus* (ROBERT) niemals mehr als ein einziger Embryo in einer Schale angetroffen wird.

allmählichen Zusatz von Seewasser nach und nach vorbereitet werden. Die Entwicklung wird unter der Einwirkung der Salze allerdings stark verzögert. So habe ich im Salzwasser, im Juli, kaum nach 19 Tagen unvollkommen ausgebildete Larven erhalten, während die vollständige Ausbildung unter normalen Bedingungen gewöhnlich nur 4 Tage in Anspruch nimmt. Die Beweglichkeit der Veligerlarven wird ebenfalls durch die Anwesenheit des Salzes beeinträchtigt und verlangsamt. Ältere Stadien, mit Kopfblase und fertigem Velum, unterliegen auch bei fortdauerndem Verweilen in Salzlösungen trotz ausgiebigster Durchlüftung dem Zerfall, es lösen sich unregelmäßige Zellhaufen ab, um selbständig im Eiweiß der Kapsel zu rotieren, selbst einzelne Wimperzellen, — wahrscheinlich isolierte Velarzellen — scheinen ihre Bewimperung zu ergänzen und bewegen sich selbständig nach Art von Infusorien. Diese Vorgänge erinnern einerseits an die Experimente HERBSTS über die Disjunktion des Blastomerenverbandes in modifizierten Salzlösungen, anderseits, was noch wichtiger ist, entsprechen sie genau den Erscheinungen, welche zuweilen bei Keimen unter normalen Lebensbedingungen auftreten und auch von CONKLIN ('97) für *Crepidula* angegeben wurden. Daß aber auch hier vieles von der individuellen Beschaffenheit und Prädisposition der Eizellen abhängt, ergibt sich aus dem verschiedenen Verhalten der Keime desselben Geleges in derselben Salzmischung. Die einen gehen ziemlich bald zugrunde, die andern gedeihen gut bis zur vollkommenen Ausgestaltung. Verschieden sind desgleichen die Umordnungs- und Umdifferenzierungsprozesse, die sich an einzelnen Keimen im Seewasser vollziehen. Manchmal scheint der Organismus gezwungen zu sein, sich einzelner Teile seines Bildungs- und Nährmaterials in Form von Dotterstücken und Plasmaklumpchen zu entledigen, um in dem veränderten Medium das physiologische Gleichgewicht zu bewahren.

In diesem Zusammenhange möge noch bemerkt werden, daß es unter den abgelegten Eiern stets einen Prozentsatz unbefruchteter gibt und daß auch dieser Prozentsatz merklichen Schwankungen unterworfen ist. Auch hier finden unsre oben auseinandergesetzten Annahmen ihre Bestätigung. Während in Gelegen von frischen, lebenskräftigen Tieren taube Eier nur ganz vereinzelt vorkommen, nimmt ihre Zahl gegen das Ende der Laichperiode beständig zu. Dasselbe habe ich an einer befruchteten *Acera bullata* aus der Adria beobachtet, die sich wochenlang im Aquarium hielt und den Laich reichlich abgab. Gegen das Ende der Eiablage wurden sterile Eikapseln von Tag zu Tag häufiger.

### Das ungefurchte Ei.

Das Ei von *Physa* ist glänzend hellgelb, fast durchsichtig mit stark vacuolisiertem Plasma, zwischen dessen Maschen die Dotterkörnchen gleichmäßig verteilt erscheinen. Es hat eine länglich eiförmige Gestalt, mißt im langen Durchmesser 0,08–0,1 mm und ist von einer feinen, elastischen Membran umhüllt, welche dem Cytoplasma so dicht anliegt, daß sie erst nach Einwirkung von Reagentien sich abhebt und als eine Membran erkannt werden kann. Ob es aber eine Dottermembran im gewöhnlichen Sinne dieses Wortes ist, kann ich nicht entscheiden. Von ihrer Anwesenheit auf späteren Stadien kann man sich leicht überzeugen, indem sie nach Erreichung

des Gastrulastadiums und beim Beginn der stärkeren Ausbildung der Kopfblase gesprengt und vom Embryo sehr bald samt dem Richtungskörperchen abgestreift wird<sup>1</sup>. Den Vorgang selbst habe ich oftmals beobachtet; das feine Häutchen gleitet nämlich seitwärts vom Keim gleichsam wie von einem schlüpfrigen, langsam anschwellenden Körper herunter. Damit wäre auch der Mechanismus des Abwerfens beiläufig erklärt. Das abgeworfene Häutchen kann man schon bei schwacher Vergrößerung und ohne Anwendung von Reagentien im Eiweiß leicht auffinden, wo es stets als ein feines, glänzendes, gefaltetes Häutchen bis in die spätesten Stadien unverändert verharret.

Die Existenz einer besonderen Dottermembran scheint mit der Tatsache unvereinbar zu sein, daß die Blastomeren während der Furchung verschiedene Evolutionen machen, einzelne derselben sich über das allgemeine Niveau erheben und allseitige Verschiebungen erleiden, sie muß aber bei *Physa* mit Rücksicht auf das soeben beschriebene Abwerfen eines Häutchens unbedingt angenommen werden, da man es sonst als ein späteres Ausscheidungsprodukt des ganzen Keimes betrachten müßte, was wohl kaum zulässig ist.

Über das Vorkommen einer Dottermembran bei den Gastropodeneiern lauten die Angaben der Autoren sehr verschieden. In einigen Fällen ist sie ganz sicher nachgewiesen worden z. B. bei *Paludina* (TÖNNIGES), in andern soll sie fehlen z. B. bei *Umbrella* (HEYMONS), *Limax* (KOFOID), *Neritina* (BLOCHMANN), *Trochus* (ROBERT) usw. Bei den Lamellibranchiern scheint sie allgemein vorzukommen, zumal bei Süßwasserformen; eine Ausnahme bildet *Dreissensia*, bei der MEISENHEIMER keine Dottermembran finden konnte. Bei den Anneliden wird sie für *Arenicola* (CHILD) ganz bestimmt angegeben, bei den Rotatorien konnte sie bei *Asplanchna* von JENNINGS nicht nachgewiesen werden und dieser Autor äußert sich über ihr Vorkommen sehr skeptisch.

Bei der Schwierigkeit der Feststellung der Dottermembran sowohl am ungefurchten Ei als auch an frühen Entwicklungsstadien ist es erklärlich, daß diesbezügliche Angaben oft unbestimmt oder negativ lauten.

Wir wenden uns zu der vielfach diskutierten Frage nach der Orientierung des Eies. Die polare Differenzierung desselben dürfte nach den bisherigen Beobachtungen als eine allgemeine Erscheinung bei Mollusken und Anneliden betrachtet werden.

<sup>1</sup> Derselbe Vorgang findet auch bei *Limnaea stagnalis* statt. Nach eigener Beobachtung.



Bei *Physa* äußert sie sich in einer Ansammlung des Bildungsplasma am oberen Pole, in der Lage der Richtungsspindel in der Polarachse, sowie der Pronuclei nahe dem animalen Pole. Distinkte Achsen von ungleicher Länge, wie sie bei gewissen Anneliden (*Arenicola*, *Sternaspis*) und bei *Asplanchna* Jennings beobachtet wurden, wo nämlich die Polarachse bedeutend kürzer als eine der Querachsen ist, sind bei unsrer Art in der Konfiguration des Eies selbst nicht ausgedrückt. Es scheint aber keinem Zweifel zu unterliegen, daß das Ei schon vor der Befruchtung vollkommen orientiert ist, und nicht erst nach dem Eindringen des Spermatozoons, da dasselbe nach Beobachtungen an *Physa*, *Arenicola* u. a. an beliebiger Stelle stattfinden kann.

Betreffend die Beziehung der Hauptachse des Eies zu den Achsen des künftigen Embryos gelten für *Physa* die für andre Gastropoden festgestellten Normen, d. i. sie entspricht beiläufig der dorso-ventralen Achse des künftigen Embryos.

Über die Vorgänge der Reifung und Befruchtung des Eies von *Physa* habe ich gemeinschaftlich mit KOSTANECKI in einer bereits oben erwähnten, ausführlichen Arbeit ('96) berichtet, glaube somit dieses Kapitel übergehen zu können. Ergänzend mag nur hinzugefügt werden, daß in den meisten Eikapseln sich regelmäßig viele Spermatozoen eingeschlossen finden, öfters ganze Bündel derselben. Man beobachtet in den meisten Eiern, ja sogar an sehr vorgerückten Furchungsstadien bis zur Gastrulation einzelne Spermien mit den Köpfen gegen die Ei- bzw. Keimoberfläche gerichtet, in welcher Stellung sie sich ganz unversehrt erhalten. In dieser Tatsache scheint das verhältnismäßig häufige Auftreten polyspermer Abnormitäten eine Erklärung zu finden.

Es mag noch bemerkt werden, daß in mehreren Fällen die Teilung des Chromatins in einem der Richtungskörperchen festgestellt wurde, was bereits in der oben zitierten Arbeit betont wird.

Es mag noch hinzugefügt werden, daß der Richtung der Polstrahlen bei Ausbildung der Richtungsspindeln besondere Aufmerksamkeit gewidmet wurde, um zu erfahren, ob diese Richtung nicht etwa die Richtung der künftigen Spiralfurchung bereits andeutet. In den vielen Präparaten, die daraufhin untersucht wurden, konnte indes eine deutliche Ablenkung der rein meridional ausstrahlenden Fasern nicht festgestellt werden<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Vgl. die anders lautenden diesbezüglichen Angaben von KOSTANECKI und SIEDLECKI ('96).

## I. Furchung.

### 5. Furchungsgeschichte bis 123 Zellen.

Der Furchungsprozeß beginnt bei *Physa* etwa 3 Stunden nach der Ablage des Eies und man findet durchschnittlich bereits nach 4 Stunden die erste Teilung vollzogen<sup>1</sup>. Man darf aber weder für diese noch für die nachfolgenden Teilungen festgesetzte Termine erwarten, da eine mehrjährige Erfahrung mich zur Genüge überzeugt hat, daß der Gang der Furchung von vielen äußeren und inneren Einflüssen abhängig und infolgedessen äußerst großen Schwankungen unterworfen ist. Beispielshalber wollen wir anführen, daß für die Entwicklung vom Ei bis zur vollkommen ausgebildeten Schnecke im kalten Frühjahr 1902 30 Tage, während im Juni desselben Jahres nur 15 Tage erforderlich waren; ein Gastrulastadium entwickelt sich manchmal schon binnen 24 Stunden, wogegen ein andres Mal in dieser Frist kaum ein Stadium von 24—28 Zellen erreicht wird. Man sieht, welch bedeutende Unterschiede im Tempo des Furchungsprozesses die Temperatur allein hervorzurufen vermag<sup>2</sup>. Außer derselben wirken aber auch andre Faktoren bald beschleunigend bald verzögernd auf den Furchungsprozess ein. So wirken heller Sonnenschein, milde Luft, gutes Wasser unbedingt beschleunigend, wogegen regnerisches Wetter, überhaupt niedriger Barometerstand unbedingt verzögernd einwirken. Nebenbei läßt sich die Abhängigkeit des Furchungsganges von inneren Faktoren nicht leugnen, mögen dieselben in der Struktur der Keime selbst oder in der Qualität und Quantität des sie umgebenden Eiweißes, dem Bau der Kapseln, der Befruchtung und anderer uns ebensowenig bekannter spezifischen Eigenschaften der einzelnen Gelege und Keime liegen. Nur dem Einflusse dieser inneren Faktoren ist die Tatsache zuzuschreiben, daß oft unter genau denselben Bedingungen sehr große Unterschiede im Furchungsrhythmus auftreten, die man schlechtweg individuelle Schwankungen zu nennen pflegt. Mit Rücksicht auf diese Schwankungen, mag ihre Ursache in den äußeren oder inneren Faktoren liegen,

---

<sup>1</sup> Bei *Physa heterostropha* beginnt nach CRAMPTON die Furchung erst 5 Stunden nach der Eiablage und 2 Stunden nach dem Ausstoßen des Richtungskörperchens.

<sup>2</sup> Die Abhängigkeit der Furchungsvorgänge von der Temperatur ist nicht nur von mehreren Autoren (FOL, KOFOID, CARAZZI u. m. a.) für Mollusken nachgewiesen worden, sondern überhaupt als eine im Tierreich allgemein verbreitete Erscheinung erkannt.

haben wir es unterlassen die Zeitpunkte zu notieren, in denen dieses oder jenes Stadium erreicht wird und wo wir es ausnahmsweise tun, sind es immer die aus unzähligen Beobachtungen gewonnenen Durchschnittszahlen. Es stellte sich nämlich heraus, daß nach derartigen Zeitangaben die entsprechenden Entwicklungsstadien sich gar nicht identifizieren ließen, und daß sie somit ohne praktischen Wert sind. Einen wissenschaftlichen Wert hätten sie nur dann, wenn man die Abhängigkeit der Dauer einzelner Entwicklungsphasen von den äußeren oder inneren Faktoren genau abzuschätzen imstande wäre.

Um die strenge Aufeinanderfolge der einzelnen Stadien, die Kontinuität der Entwicklung kennen zu lernen, gibt es keinen andern Weg als denjenigen der Erfahrung.

Im besondern mag hier ein Faktor genannt werden, dessen Einfluß auf die Furchung nach den neulich vorgenommenen Experimenten (HERTWIG, ROUX, O. SCHULTZE) vielfach diskutiert wurde, nämlich die Schwerkraft. Bei *Physa* scheint jedoch dieser Faktor gar keine richtende Wirkung auf den Furchungsprozeß auszuüben, da der Laich nach vielfachen Beobachtungen sowohl in der freien Natur als auch im Aquarium in allen möglichen Richtungen an Blättern und Stengeln von Wasserpflanzen abgelegt wird, ja die einzelnen Keime in einem und demselben Eiklumpen nach beliebiger Richtung gegeneinander und gegen die Richtung der Schwerkraft orientiert sind, ohne daß infolgedessen ein Unterschied in der Entwicklung hätte bemerkt werden können<sup>1</sup>. Es mag die geringe Größe des Eies zweifellos auch seine Struktur die Ursache sein, daß es keine fixe Stellung während der Entwicklung zu nehmen braucht.

Über anormale Furchungserscheinungen handelt ein vorausgeschicktes Kapitel, hier wollen wir bloß bemerken, daß es dem Geübten keine Schwierigkeit bereitet, die anormalen Bilder auf den ersten Blick zu unterscheiden.

---

Indem wir nun zur Schilderung des Furchungsprozesses selbst übergehen, mag bemerkt werden, daß er in den Anfangsstadien besonders eingehend am lebenden Objekt studiert wurde. In betreff der Darstellung selbst mag bemerkt werden, daß ich es angezeigt fand, den beschreibenden Teil von den vergleichenden und theoretischen Auseinandersetzungen vollständig zu trennen und die nachein-

---

<sup>1</sup> Dieselbe Beobachtung machte MEAD ('95) für die Anneliden *Amphitrite*, *Clymenella* und *Nereis* und WHEELER ('95) für das Ei von *Blatta*.

anderfolgenden Entwicklungsstadien stets in ihrer Gesamtheit zu betrachten, da ich aus eigener Erfahrung weiß, wie schwer sich die Lektüre einer embryologischen Abhandlung gestaltet, wenn die Schilderung der tatsächlichen Befunde durch vergleichende Exkurse, Diskussionen über das Schicksal einzelner Blastomeren oder Quartette u. dgl. unterbrochen wird.

### Die erste Teilung.

Das in Teilung begriffene Ei hellt sich zunächst an der animalen Hälfte stark auf, indem sich der ganze Dotter auf der vegetativen konzentriert und einen scharf umschriebenen Kontur zeigt. Kurz vor dem Erscheinen einer Einsenkung am animalen Pole verlängert sich die animale Hälfte des Eies sehr stark in der Richtung eines Querdurchmessers, wodurch das Ei die kugelige Gestalt mit derjenigen eines stumpfen mit der konvexen Basis nach oben gerichteten Kegels vertauscht. Infolge der am animalen Pole beginnenden Einschnürung gewinnt das Ei eine herzförmige Gestalt und sind an demselben in dieser Phase drei Achsen von ungleicher Länge zu unterscheiden. In der längeren von den beiden Querachsen liegt nunmehr die Theilungsspindel horizontal, ganz nahe am animalen Pole. Indem sich die Furche vertieft, werden die Spindelfasern nach dem vegetativen Pole gleichsam herabgedrängt; man sieht sie nämlich am konservierten Material anfangs stark nach dem letzteren ausgebogen, später winklig geknickt. Indessen hat bereits die Regeneration der Kerne begonnen, welche noch immer ihre Lage in der Nähe des animalen Poles zu behaupten streben. Bald wird der Zusammenhang der Spindelfasern mit den letzteren gelockert, es ist dies der Zeitpunkt der Ausbildung des Zwischenkörpers, welcher aber nicht genau in der Hauptachse liegt, sondern merklich seitwärts und zwar nach links während der Zelldurchschnürung verschoben wird (Fig. 1). Mit Rücksicht darauf, daß die beiden ersten Blastomeren nur äußerst selten einen Größenunterschied zeigen, ist die Entscheidung, welche von denselben der vorderen und welche der hinteren Eihälfte entspricht, unmöglich, folglich läßt sich auch die Richtung, nach welcher die Verschiebung des Zwischenkörpers erfolgt, nur nach den Ausnahmefällen bestimmen. Diese linkseitige Verschiebung des Zwischenkörpers mag vielleicht die Vorbedingung für die nächste dextrospirale Teilung andeuten.

Während die geschilderten Vorgänge der Kernteilung sich abspielen, sieht man die Furche das ganze Ei umgreifen, die Ver-

bindungsbrücke zwischen beiden Eihälften wird immer schmaler, sie entfernen sich gleichzeitig mit ihren animalen Hälften ziemlich weit voneinander, ziehen sich zusammen, runden sich ab und gewähren vorübergehend den Anblick zweier bloß in einem Punkte zusammenstoßender Kugeln. Die Verbindungsbrücke zwischen denselben ist hauptsächlich durch den Zwischenkörper bewerkstelligt und liegt nicht in der Ebene des Äquators der beiden Blastomeren, sondern bedeutend tiefer gegen den vegetativen Pol zu. Der ganze Vorgang dauert durchschnittlich 15 Minuten, das Ei scheint dabei eine Drehung um 90° auszuführen. Nach einer kurzen Pause beginnen die kugligen Blastomeren in einer rasch zunehmenden Kontaktfläche miteinander zu verschmelzen, so daß sie für einige Zeit das Stadium des ungefurchten Eies vortäuschen, indem sie sich zu einer einzigen vollkommenen Kugel zusammenschließen. Erst bei stärkeren Vergrößerungen überzeugt man sich, daß man es mit einem Zweierstadium zu tun hat und zwar an der feinen Grenzlinie zwischen den Zellen, welche im großen Kreise das Ei umzieht, sowie an den zwei durchschimmernden Kernen, die jetzt nahe dem animalen Pole liegen. Die animalen Hälften sind wieder ganz hell, der Dotter konzentriert sich an den beiden vegetativen Zellhälften. Die Grenzlinie tritt alsbald sehr scharf hervor, denn zwischen den eng verbundenen, nunmehr halbkugligen Blastomeren wird bald Flüssigkeit ausgeschieden, die zuerst einen schmalen, linsenförmigen, von Pol zu Pol ausgedehnten Raum ausfüllt, bald aber fast kugelig wird, währenddem die Blastomeren selbst sich zu hohlen Kugelschalen umgestalten, welche mit sehr feinen, vollkommen durchsichtigen Rändern miteinander an der Keimesoberfläche zusammenhängen. Die Kerne sind jetzt wandständig<sup>1</sup>. In senkrecht zu der Teilungsebene geführtem optischen Schnitt geben die beiden Blastomeren derzeit das Bild zweier mit ihren Hörnern verwachsenen Mondsicheln. Es ist aus den zwei ersten Blastomeren eine zweizellige Blastula entstanden mit kolossaler Furchungshöhle. Um bis zu dieser Phase zu gelangen, braucht das Ei etwa 50 Minuten. Wir wollen gleich bemerken, daß von nun an durch eine lange Reihe von Furchungsstadien das Auftreten und Verschwinden der Furchungshöhle zur Regel wird. Wir nennen dieselbe nach dem Vorgange KOFOIDS »die periodisch wieder-

---

<sup>1</sup> Da das Gasteropodenei in dieser interessanten Phase bereits von andern Autoren wie KOFOID, FR. SCHMIDT genau abgebildet wurde, so unterlasse ich, die betreffende Abbildung zu geben.

kehrende Furchungshöhle« (*»an ephemeral recurrent cleavage cavity«*) und werden dieselbe in einem besonderen Abschnitt näherer Erwägung unterziehen.

Die zweite Teilung. Von 2—4 Zellen (Fig. 2—4).

Sobald die Kerne der beiden zu einer Kugel zusammengeschlossenen Blastomeren völlig ausgebildet sind und die Furchungshöhle ihr Maximum erreicht hat, tritt das Ei in die Phase der nächsten Teilung ein. Es sammelt sich nämlich um die beiden Kerne ein feinkörniges Plasma, in welchem bald die Centrosomenstrahlung sichtbar wird, die Furchungshöhle verschwindet plötzlich wie auf einen Ruck, die Blastomeren werden vorübergehend dunkler und beginnen sich in der Richtung der ersten Furchungsebene zu verlängern, gleichzeitig bilden sich neue Teilungsspindeln aus, welche anfänglich vollkommen horizontal und der ersten Teilungsebene parallel liegen. Später sind sie im entgegengesetzten Sinne schief gegen die Horizontalebene eingestellt und zwar so, daß je zwei in der Diagonale gegenüberstehende Spindelpole in einem höheren und je zwei in einem tieferen Niveau sich befinden. Diese Lageveränderung wird aus der Fig. 2 ohne weiteres verständlich, sie zeigt zugleich seichte Einkerbungen an den in Teilung begriffenen Blastomeren, sowie eine bajonettartige Knickung ihrer Verbindungslinie: die frühzeitige Andeutung der oberen Querfurche. Am lebenden Objekt fällt außerdem noch ein ziemlich weiter Hohlraum zwischen den beiden Blastomeren auf.

Betrachtet man den lebenden Keim unmittelbar nach der Ausbildung der Furchungsspindeln, wobei man den animalen Pol nach oben und die erste Furchungsebene parallel zum Beobachter orientiert, so bemerkt man nach einigen Minuten, daß sich seine Lage ändert. Der animale Pol entzieht sich langsam dem Blicke und man bekommt eine schiefe Seitenlage zur Ansicht. Bei tiefer Einstellung überzeugt man sich jetzt, daß die bereits merklich eingeschnürten Zellen nicht mehr in paralleler, sondern in gekreuzter Stellung sich befinden. Sie haben nämlich eine Drehung in der Vertikalebene im entgegengesetzten Sinne ausgeführt und zwar etwa um einen Winkel von  $35^\circ$ . Nach einer kurzen Weile kehrt der Keim in die ursprüngliche Lage zurück und man kann jetzt ganz genau feststellen, daß infolge dieser Drehung das vordere rechte und das hintere linke Teilprodukt sich über die Horizontalebene erhoben hat. Diese höher liegenden Blastomeren, die wir mit *A* und *C* bezeichnen, verbinden

sich bei weiterer centralwärts gerichteten Verschiebung am animalen Pole miteinander, die beiden tiefer liegenden *B* und *D* am vegetativen. Beide Verbindungslinien auf die Äquatorialebene projiziert, kreuzen sich unter einem schiefen Winkel.

Wie aus der obigen Darstellung des Teilungsaktes selbst, sowie aus den Fig. 2 und 3 zu entnehmen ist, erfolgt die Abschnürung der oberen Blastomeren in dextroter Richtung, ein Umstand, der die ganze Furchung bei *Physa* als spiralig umgekehrt, »reversed cleavage« CRAMPTONS, charakterisiert.

Der ganze Vorgang von dem Erscheinen der Furchungsspindeln an bis zur völligen Ausbildung des Viererstadiums dauert etwa 25 Minuten.

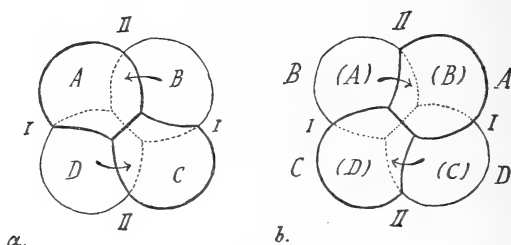
Die weiteren Vorgänge führen nunmehr zur Ausbildung des Ruhestadiums (Fig. 3) und bestehen darin, daß die Kerne bedeutend anschwellen und ein weiter Flüssigkeitsraum entsteht, worauf die vier Blastomeren sich zu einer vollkommenen Kugel zusammenschließen. Die Zusammengehörigkeit der Tochterzellen ist noch in dieser Phase durch den Zwischenkörper nachweisbar (Fig. 4), so daß ein Irrtum in der Signifizierung derselben ausgeschlossen ist. Was das Größenverhältnis der vier ersten Blastomeren betrifft, ist zu bemerken, daß ausnahmsweise  $D > B$  und sich schon jetzt als die künftige Urmesodermzelle kundgibt.

#### Der umgekehrte Furchungsmodus.

Bevor wir zur Darstellung des weiteren Furchungsprozesses übergehen, wollen wir aus weiter unten anzuführenden Gründen den Begriff des umgekehrten Furchungsmodus an dieser Stelle näher erläutern.

Wenn wir bei dem Vorgange der zweiten Teilung eines Gastropodeneies denjenigen Augenblick einer scharfen Beobachtung unterziehen, wo bereits die Abschnürung der vier Blastomeren angedeutet ist, wenn wir dabei das Ei mit dem animalen Pole nach oben und mit der ersten Furchungsebene parallel zum Beschauer, d. i. von links nach rechts, orientieren, wenn wir ferner die erst angedeuteten Blastomeren im Sinne des Uhrzeigers mit den Buchstaben *A*, *B*, *C*, *D* uns bezeichnet denken, so sind nach den bisherigen Beobachtungen zwei Fälle möglich: entweder erheben sich die alternierenden Zellen *A* und *C* über *B* und *D* oder aber *B* und *D* über *A* und *C*. In beiden Fällen bilden sich nach vollendeter Abschnürung zwischen je einem Paare die sog. Kreuz- oder Polarfurchen, die sich unter

einem annähernd rechten Winkel schneiden, aber im ersten Falle führen die oberen Blastomeren eine Drehung nach links aus, im zweiten nach rechts (vgl. Textfig. 2a u. b). Vergleicht man ferner die Ruhestadien der so gebildeten Vierergruppen, so sieht man, daß ihre Polarfurchen eine entgegengesetzte Lage haben. Man pflegt diesen Gegensatz in der Lage und der gegenseitigen Bewegungsrichtung mit dextroter und läotroter Spirale zu bezeichnen. Zur Erläuterung dieser etwas schwer verständlichen Verhältnisse und zum Verständnisse der spiralen Furchung überhaupt mag noch hinzugefügt werden, daß infolge der oben beschriebenen Verlagerung der Blastomeren die beiden ersten Furchungsebenen aus der Vertikale heraustreten und die Gestalt der Flügel einer vertikal gestellten Schiffschraube annehmen. Im optischen Horizontalschnitt betrachtet, erscheint infolgedessen jede von ihnen S-förmig geschweift und die



Textfig. 2.

a, Schema der normalen (läotrophen) Furchung; b, Schema der umgekehrten (dextroten) Furchung.

sphärisch dreieckigen Berührungswände der Blastomeren geben ein mathematisch getreues Abbild der Schraubenwindung ab (Fig. 3 und 4, Textfig. 2).

Bei *Physa* und einigen wenigen linksgewundenen Gasteropodenarten<sup>1</sup> ist nach dem Obigen die erste Spirale dextiotrop, während sie bei andern, rechtsgewundenen Gasteropoden läotrop ist. Der erste Furchungsmodus kommt nur ausnahmsweise vor und wird deshalb dem zweiten gegenüber als umgekehrte Furchung, »reversal cleavage« CRAMPTONS, bezeichnet. Wir müssen schon an dieser Stelle hervorheben, daß bei der normalen Furchung die Urmesodermzelle, welche stets hinten links und tiefer als die zweite hintere Zelle gelegen ist, beim gewöhnlichen läotropen Furchungsmodus hinten links zu stehen kommt (bei der Ansicht vom vegetativen Pole aus rechts), während

<sup>1</sup> Bei drei *Physa*-Arten: *Ph. heterostropha*, *Ph. fontinalis*, *Ph. hypnorum*, drei *Planorbis*-Arten und *Ancylus rivularis* Say, im ganzen also bei sieben Arten.



sie bei der umgekehrten Furchung hinten rechts liegt. Demgemäß ist auch die Lage der drei übrigen Blastomeren, bzw. Quadranten, eine umgekehrte und aus diesem Grunde hat CRAMPTON (1894) in seiner Arbeit über *Physa heterostropha* diese Quadranten zwar mit denselben Buchstaben, aber in entgegengesetzter Ordnung, d. i. von rechts nach links, signifiziert, um homologe Teile des künftigen Keimes mit demselben Namen zu belegen, wobei die Urmesodermzelle stets als Zelle *D* bezeichnet wird. Bei Anwendung dieser umgekehrten Bezeichnung wird sich die Zelle *D* stets mittels der vegetativen Polarfurche mit der Zelle *B* verbinden, während das erhöhte Zellenpaar stets die Indices *A* und *C* erhält.

Unsre Auffassung des Gegensatzes in der dextralen und sinistralen Spiralfurchungsform stimmt mit derjenigen CRAMPTONS vollkommen überein und konsequent stimmt auch unsre bildliche Darstellung dieses Gegensatzes mit der seinigen überein<sup>1</sup>.

Anders scheint CONKLIN ('97) diesen Gegensatz zu beurteilen. Denn einerseits hat er in seiner *Crepidula*-Arbeit in beiden Furchungstypen die Quadranten in derselben Ordnung, d. i. im Sinne der Bewegung des Uhrzeigers signifiziert, anderseits gibt er für *Crepidula adunca* (p. 15, Diagr. 2, a) an, daß die Blastomeren *B* und *D*, welche nach CRAMPTONS und unsrer Auffassung am vegetativen Pol zusammenstoßen und dort eine Polarfurche ergeben, am animalen Pol zusammenhängen und somit *A* und *C* überlagern. Diese Angabe ist um so auffälliger, als bei zwei andern *Crepidula*-Arten die Zellen *A* und *C* die Zellen *B* und *C* überlagern, bzw. am animalen Pol zusammenhängen, wie dies für die meisten Gasteropoden als Regel gilt. Ohne uns auf die Verhältnisse bei *Crepidula adunca*, die möglicherweise eine Ausnahme bildet, näher einlassen zu wollen, heben

<sup>1</sup> In meiner vorläufigen Mitteilung wurden die beiden vorderen Quadranten mit *b* und *c* anstatt mit *a* und *b* bezeichnet, welcher Irrtum keineswegs auf einer falschen Bezeichnung der Richtung der Spirale, wie es ROBERT S. 224 vermutet, sondern einfach auf einem Schreibfehler beruht. Es wäre selbst bei richtiger Bezeichnung der Quadranten die Ableitung des sekundären Mesoderms von den Quadranten *b* und *c* ebenfalls falsch gewesen, da die Mesodermanlage asymmetrisch wäre, was bei *Physa* nicht der Fall ist. Die Orientierung des Viererstadiums war in meinen Zeichnungen von Anfang an ganz korrekt und die obige kritische Auseinandersetzung wurde lange vor dem Erscheinen der ROBERTSchen *Trochus*-Arbeit abgefaßt, wiewohl sie erst jetzt in die Öffentlichkeit gelangt. ROBERT führt für seine Ansicht keine weiteren Gründe an, als daß ihm die Nomenklatur CRAMPTONS rationeller erscheint. CASTEEL (Fiona 04), der sich demselben in dieser Beziehung anschließt, stützt seine Ansicht auf den inversen Bau der Eizelle der sinistralen Gasteropoden.

wir an dieser Stelle hervor, daß allem Anschein nach HOLMES durch CONKLINS Darstellung beeinflußt wurde und unbekümmert um Schemen CRAMPTONS die vier ersten Blastomeren bei *Planorbis*, welche ebenso wie bei den drei *Physa*-Arten umgekehrte Furchung (mit rechts liegender Urmesodermzelle) besitzt, anstatt in umgekehrter Richtung, in einer für den normalen Typus der Spiralfurchung angenommenen Richtung von links nach rechts signifiziert. Um also die Blastomere *D* an die rechte Seite zu bringen, mußte er die betreffende Figur um  $90^\circ$  nach links umdrehen. Infolgedessen wurde jedoch die Lage der andern Blastomeren in unrichtiger Weise verändert, so zwar, daß die Zellen *A* und *D* nach hinten, dagegen *B* und *C* nach vorn zu liegen kamen, was unbedingt falsch ist, da doch, wie es ROBERT ('03) S. 224 ganz zutreffend bemerkt, nach der ersten Teilung in der vorderen Eihälfte *A* und *C* und in der hinteren *B* und *D* enthalten sind, die nach ihrer Abtrennung bei der zweiten Teilung in denselben Eihälften verbleiben und nicht von vorn nach hinten oder umgekehrt herüberwandern können, wie sich dies HOLMES vorgestellt haben mochte. Seine Signifizierung der Blastomeren in der Ordnung von links nach rechts schien uns nichtsdestoweniger in einer gewissen Hinsicht doch einige Berechtigung zu haben. Um uns zu überzeugen, ob dies wirklich der Fall ist, haben wir folgenden Versuch gemacht. Wir bezeichneten bei *Physa* die vier ersten Blastomeren in derselben Ordnung, wie es HOLMES tut und versuchten nach der für diese Form durch genaue Beobachtung festgestellten Norm das 24-zellige Furchungsstadium zu konstruieren, doch sind wir dabei zu dem sonderbaren Resultate gelangt, daß wir nicht nur einzelne Zellen von unrichtigen Mutterzellen ableiten, sondern auch an der vegetativen Seite die Makromeren *A* und *C*, anstatt *B* und *D* mit der Polarfurche verbinden mußten. Da man aber in den betreffenden Figuren bei HOLMES ('900) (Taf. XVIII, Fig. 10) dennoch *B* mit *D* verbunden findet, so macht es unser Versuch wahrscheinlich, daß derselbe gewisse Teilungsrichtungen, z. B. diejenige beim Übergang vom 12-zelligen in das 16-zellige Stadium die Teilung des ersten Ectomerenquartettes, vielleicht ohne dessen gewahr zu werden, als dextrotrop, statt läotrop aufgefaßt hat.

Sein Verfahren erweist sich somit, sowohl theoretisch erwogen als auch praktisch nachgeprüft, als unrichtig.

Über die Ursachen der entgegengesetzten Drehungsrichtung beim dextrotropen Furchungsmodus wird in einem späteren Kapitel gehandelt. An dieser Stelle möchten wir des Zusammenhanges halber

noch dem Probleme der Identität des vierzelligen Furchungsbildes bei verschiedenen Tiergruppen einige Worte widmen.

Das vierzellige Furchungsbild mit den typischen gekreuzten oder parallelen Polarfurchen kommt bekanntlich nicht nur in der Ontogenie der Mollusken und Anneliden ganz allgemein vor, sondern es wurde auch bei Formen mit holoblastischen Eiern in allen übrigen Tiergruppen nicht selten beobachtet.

Die allgemeine Verbreitung und die vollkommene Identität dieses Furchungsbildes bei systematisch weit entfernten Typen legte den Gedanken nahe, daß seiner Ausbildung dieselben Ursachen zugrunde liegen, die aber keineswegs auf eine spezifische »vitale« Natur der Organismen, sondern auf allgemeine, physikalische Notwendigkeit zurückzuführen wären. Es erschien somit seit langem als eine sehr verlockende Aufgabe, den Vorgang physikalisch zu analysieren. Nachdem die darauf gerichteten Bemühungen neulich von ROBERT ('03) in seiner *Trochus*-Arbeit S. 45 u. ff. eingehend besprochen worden sind, halten wir es für überflüssig, auf dieselben nochmals einzugehen, zumal sich aus der Zusammenstellung der bisher geäußerten Ansichten keine neuen Gesichtspunkte gewinnen lassen. Es mag also nur zusammenfassend festgestellt werden, daß bislang trotz der gelungenen Experimente eine eindeutige Erklärung nicht erzielt wurde. Selbst ROBERT, dem es wohl zum erstenmal geglückt ist, alle bisher bekannten Varietäten des vierzelligen Furchungsbildes, sowie der nächstfolgenden Stadien bis zum 16-zelligen<sup>1</sup> mit aller Genauigkeit an Seifenblasen nachzubilden, ist zu der Einsicht gelangt, daß man »un tout autre ordre d'actions que les forces purement physiques« annehmen muß, um die Orientierung der ersten Furchungsebenen, sowie die relative Länge und Lage der Polarfurchen zu erklären. Dies ist auch unsre Überzeugung. Ohne die selbstverständliche Einwirkung rein physikalischer Momente, wie dieselben bei keinem materiellen Geschehen ausgeschaltet werden können, in Abrede zu stellen, sehen wir uns ebenfalls genötigt, anzunehmen, daß die Furchung, von den frühesten Stadien angefangen, durch die spezifische Beschaffenheit der Eizelle geleitet wird. Das Walten rein physikalischer Momente einmal angenommen, müßte man auch die komplizierte Anordnung der Zellen in den späteren Stadien aus dem Spiele äußerer Faktoren herleiten, da dieselbe in sehr zahlreichen

<sup>1</sup> Vgl. l. c. die photographischen Aufnahmen Taf. XII, Fig. 1—12.

Fällen ebenfalls identisch ist. Wir brauchen nur auf das 24-zellige Furchungsbild, auf die regelmäßige Abgabe von drei sog. Ectomerenquartetten, auf die Kreuzfigur u. dgl. mehr hinzuweisen. Wir möchten also beim Zustandekommen auch der einfachsten Furchungsbilder der Capillarität als solcher lediglich einen sekundär determinierenden Einfluß einräumen. Wer den Vorgang der Vierteilung Schritt für Schritt verfolgt und die Drehung der Spindeln, sowie die starke Lageverschiebung der eingeschnürten Zellen scharf beobachtet hat, der wird gewiß unsre Auffassung billigen.

Im übrigen halten wir diese Frage für gegenstandslos, nachdem es auf experimentellem Wege unmittelbar nachgewiesen werden konnte, daß das Zellplasma beim Teilungsprozesse eine aktive Rolle spielt<sup>1</sup>.

Nach diesem Excurs kehren wir zur weiteren Darstellung des Furchungsprozesses zurück.

Das erste Quartett von Ectomeren. Von vier bis acht Zellen (Fig. 5, 6).

Das soeben beschriebene Ruhestadium ist nur von kurzer Dauer (etwa 30 Minuten), worauf die Furchungshöhle verschwindet, die Blastomeren sich in die Länge strecken und am vegetativen Pole voneinander entfernen. Zugleich verschieben sie sich gegenseitig in entgegengesetzter Richtung des Uhrzeigers von rechts nach links, was sowohl vom animalen Pole aus als auch in der Seitenansicht zum Ausdruck kommt (Fig. 5). Durch diese aktive Bewegung der Blastomeren wird die Lage ihrer Tochterzellen früh vorbereitet. Die Teilungsspindeln erscheinen in den vier Blastomeren selten synchron, meist successive, ohne bestimmte Ordnung einzuhalten, und stimmen in ihrer schiefen, von rechts nach links geneigten Lage mit der Drehungsrichtung der Blastomeren überein. In der Phase der Abschnürung selbst stehen die kleinen, knospenähnlichen Tochterzellen merkwürdigerweise eine Zeitlang genau über den Mutterzellen; erst nach vollzogener Teilung und Rekonstruktion der Kerne gelangen sie in ihre definitive, in bezug auf die Mutterzellen läotrope Lage (Fig. 6). Nach kurzer Zeit schließen sich die acht Blastomeren zu einer Kugel zusammen und es kommt wieder zur vorübergehenden Ausbildung der »ephemerischen« Furchungshöhle. Die vier neugebildeten Zellen

---

<sup>1</sup> Vgl. T. GARBOWSKI, Über parthenog. Entw. der Asteriden. Extr. Bull. Ac. Sc. Cracovie 1904.

1a—1d haben eine Verschiebung gegen ihre Mutterzellen erfahren, ihre Polarfurche bildet mit derjenigen des vegetativen Poles einen Winkel von ungefähr 30°.

Einer sehr eigentümlichen Erscheinung müssen wir noch gedenken, bevor wir zur Schilderung der weiteren Furchung übergehen. Während sich nämlich die Teilungsspindeln für die Teilung in acht Zellen anlegen, wird der ganze Dotter, ebenso wie auf früheren Stadien, gegen den vegetativen Pol zurückgedrängt, wo er sich auf einer scharf umschriebenen Stelle konzentriert. Betrachtet man nun einen Schnitt von einem solchen Stadium unter starker Vergrößerung, so bemerkt man, daß in der einen Sphäre, und zwar derjenigen, die gegen die vegetative Eihälfte zugekehrt ist, zahlreiche Körnchen verschiedener Größe angesammelt sind, die während des Diasterstadiums bis an die Oberfläche der Zelle verdrängt werden (Fig. 1 u. 5, Taf. XXVII). An der andern Sphäre sind sie gar nicht zu finden. An Totalpräparaten sieht man in dieser Phase am vegetativen Pole knapp unter der Oberfläche in jeder der vier Makromeren einen Fleck von unregelmäßigem Kontur, der fast genau über der Kernspindel, bzw. über dem Kern (vor der Ausbildung der letzteren) liegt (Fig. 2, Taf. XXVII). Diese vier Flecken sind nach Ablauf der Teilung ganz charakteristisch gruppiert, wie dies aus der Fig. 4, Taf. XXVII, zu entnehmen ist. Es liegen nämlich, sowohl an diesem Stadium wie an allen nächstfolgenden bis zum 24zelligen, zwei derselben längs der vegetativen Polarfurche ausgebreitet, während die zwei andern sich in den Ecken befinden, welche an beiden Enden der Polarfurche durch die Grenzlinien der Makromeren *A* und *C* gebildet werden (Taf. XXVII, Fig. 6).

Ohne an dieser Stelle auf die nähere Beschreibung dieser, unsres Wissens bei Mollusken zum ersten Male beobachteten Gebilde<sup>1</sup> einzugehen, wollen wir sie mit Rücksicht auf ihr ähnliches Verhalten während der Zellteilung mit analogen Körnchengruppen bei *Cyclops* mit HÄCKER ('99) »Ectosomen« nennen.

Die Ectosomen erscheinen zwar bereits in der Übergangsphase vom 2—4zelligen Stadium, jedoch nur als verstreute Körnchen, die leicht der Beobachtung entgehen; am vierzelligen Ruhestadium sind sie am vegetativen Pole nur schwach angedeutet, erst während der Vorbereitungsphase zur Teilung in acht Blastomeren treten sie mit aller Schärfe zum Vorschein, weshalb wir über dieselben erst jetzt zum ersten Male berichten. Von dem achtzelligen Stadium an bis

<sup>1</sup> Dieselben wurden bereits von mir im Jahre 1900 beschrieben. Vid. Refer. Dr. GARBOWSKI's Zool. Centralbl. 1901. p. 120.

zum 24zelligen erscheinen sie, wie bereits erwähnt wurde, in derselben Lage und mehr oder weniger auch in derselben Gestalt jedesmal während der Übergangs- und Ruhestadien (vgl. Taf. XXVII, Fig. 4 u. 6).

Das zweite Quartett von Ectomeren. Von acht bis zwölf Zellen (Taf. XVIII, Fig. 7, 8).

Bei mehreren Gasteropoden folgt in der Regel auf das Stadium von acht Zellen unmittelbar dasjenige von 16 Zellen, während das 12zellige Stadium nur eine vorübergehende Erscheinung bildet. Bei *Physa* müssen wir nach zahlreichen Beobachtungen die Ausbildung eines 12zelligen Ruhestadiums als Regel, dagegen den direkten Übergang vom 8—16zelligen Stadium als Ausnahme betrachten. Unsre Fig. 7, 8 führen eben einen solchen Ausnahmefall vor. Man sieht, daß die Abschnürung des zweiten Quartetts  $2a-2d$  kaum erfolgt, als das erste Quartett bereits Spindeln ausgebildet hat. Sonst finden wir dieses Quartett meistens in Ruhe zu einer Zeit, wo das zweite Quartett seine Kerne bereits rekonstruiert hat.

Die Zellen des zweiten sind kleiner als die Makromeren, jedoch bedeutend größer als die des ersten und werden in dextroter Richtung abgegeben<sup>1</sup> (Fig. 7, 8).

Teilung des ersten Ectomerenquartetts von 12—16 Zellen.  
Taf. XVIII, Fig. 7—10.

Das 16zellige Stadium wird durch die inäquale, läotrope Teilung des ersten Quartetts ( $1a-1d$ ) in  $1a^1$ ,  $1a^2-1d^1-1d^2$  erreicht. Bald nach der Abtrennung der neuen Blastomeren bildet sich eine geräumige Furchungshöhle aus und es tritt eine längere Ruhepause ein, während welcher sich die nächsten Teilungen vorbereiten. Das Ei gewinnt während derselben abermals eine beinahe vollkommen kugelige Gestalt, die Außenwände der den Keim zusammensetzenden 16 Blastomeren scheinen eine ununterbrochene Kugelfläche zu konstituieren; ihre feinen Konturen werden nur bei entsprechender Beleuchtung erkannt. Am vegetativen Pole treten jetzt neben der Polarfurche die bereits oben erwähnten Ectosomen in sehr deutlichen Konturen und in ihrer charakteristischen Lage zum Vorschein.

Bevor wir zur Schilderung des weiteren Furchungsprozesses übergehen, wollen wir noch auf die Bemerkung zurückkommen, welche wir bei Beschreibung der zweiten Teilung über die Art und Weise

<sup>1</sup> Nach dem Übergang in das Ruhestadium erscheinen auch hier in den Makromeren die schon erwähnten charakteristischen Ectosomen.

der Signifikation der Makromeren gemacht haben. Wir haben nämlich dort gesagt, daß HOLMES die Teilung des ersten Ectomeren-quartetts bei *Planorbis* in unrichtiger Weise als dextrotrop anstatt läotrop aufgefaßt hat. Dieser Irrtum ist leicht zu entschuldigen, da die bei Beurteilung der Furchungsrichtung als maßgebend geltenden Prinzipien sehr oft irre leiten, wie dies jedermann an sich selbst erfahren haben mag. Ohne uns in eine nähere Auseinandersetzung dieser Prinzipien einlassen zu wollen, möchten wir an dieser Stelle bloß mit Nachdruck betonen, daß für uns neben der Richtung der Spindelachse besonders die Richtung maßgebend war, in welcher die Tochterzelle verschoben wird, was am besten erst während der Metakinese oder sogar nach vollzogener Teilung beurteilt werden kann, wie dies CONKLIN ('97) ganz zutreffend S. 59 hervorhebt. Nach diesen Anhaltspunkten haben wir uns auch im vorliegenden Falle gerichtet und halten unsre Auffassung der Teilungsrichtung im ersten Quartette für ganz korrekt.

Das dritte Quartett von Ectomeren. Teilung des zweiten Quartetts. Von 16—24 Zellen (Taf. XVIII, Fig. 12—15).

Es gelangen jetzt acht Zellen auf einmal zur Teilung, die vier Makromeren 2*A*—2*D* und die Ectomeren 2*a*—2*d*. Die Teilung kann in zwei Modifikationen vor sich gehen: Entweder teilen sich zunächst bloß die Makromeren und es entsteht vorübergehend ein 20zelliges Stadium, was als eine Ausnahme, oder aber teilen sich die genannten acht Zellen gleichzeitig, was als Regel gelten kann. Es wird auch im letzteren Fall die Synchronie nicht ganz genau eingehalten, da die Makromeren in der Regel sich bereits in der Metaphase befinden, bevor noch die Zellen des zweiten Quartetts ihre Spindeln ausgebildet haben. Trotz dieser Verspätung holen sie aber schließlich die Makromeren in der Teilung ein. Letztere ist in allen acht Zellen inäqual und läotrop. Der wichtigste Erfolg dieser Teilung ist die Abgabe des dritten und zugleich letzten Quartetts von Ectomeren.

Aus der Tatsache, daß die Abgabe des ersten Quartetts in läotroper, die des zweiten in dextroter und des dritten wieder in läotroper Richtung erfolgt, ergibt sich eine Alternierung der Spirale, die für alle Gasteropoden charakteristisch ist.

Als seltene Ausnahme von dem soeben beschriebenen Teilungsmodus fand ich einen direkten Übergang vom 12zelligen Stadium zum 24zelligen. Es bilden nämlich alle 12 Zellen fast gleichzeitig die Spindeln aus, jedoch wird die definitive Teilung keineswegs auf

ein Tempo vollzogen, sondern in kurzen Intervallen, so daß ohne Einschlebung eines distinkten Ruhestadiums ein 16, 20 und 24zelliges Stadium schnell aufeinander folgen. Diese Modifikation ändert gar nichts an dem Endresultate, nämlich an der Art und Weise der Anordnung der 24 Blastomeren. Ihre Lagebeziehungen bleiben dieselben. Nach vollzogener Teilung der beiden unteren Quartette haben nämlich die 24, nunmehr in sechs Etagen liegenden Zellen eine solche Stellung angenommen, daß jede von ihnen vom animalen Pole aus sichtbar ist. Es ist dies die möglichst günstige Lage derselben sowohl gegeneinander als auch gegen die Umgebung.

Beim Übergang in das Ruhestadium ändert sich das Aussehen der Furchungshöhle vollständig. Während sie kurz nach der letzten Teilung sehr geräumig war, beginnt sie jetzt bald anscheinend zu schwinden, in der Wirklichkeit aber wird sie in mehrere Spalträume zerlegt, indem seitens aller 24 Zellen lange Fortsätze nach dem Centrum des Keimes ausgesandt werden, die insgesamt den centralen Gipfeln der vier Makromeren zustreben. Letztere sind die massivsten, besitzen eine stumpfkegelförmige Gestalt und lassen zwischen einander keine freien Spalträume übrig. Die Makromeren repräsentieren in diesem Zeitpunkte die Hauptreservoirs der deutoplasmatischen Substanz, während die übrigen 20 Blastomeren bloß feinkörniges Plasma enthalten. Der Keim ist somit von der animalen Hälfte hell, von der vegetativen dunkel. Sobald sich die erwähnten Fortsätze in der Mitte des Keimes begegnen haben, wird ein merkwürdiger Prozeß eingeleitet. Die Ectosomen, welche bis zu diesem Zeitpunkte ihre charakteristische Lage an den Seiten und Ecken der Polarfurche behauptet haben (Taf. XXVII, Fig. 6) und in allen bisherigen Generationen unmittelbar unter der Oberfläche zu sehen waren, verschwinden auf einmal und beginnen, wie dies aus den Fig. 7—11, Taf. XXVII, zu ersehen ist, ihre Wanderung von der Oberfläche gegen das Centrum des Keimes, und zwar in der Richtung der Hauptachse. Alle Bilder sprechen für eine passive Verlagerung derselben. Man findet nämlich die Körnchengruppen an Schnitten naheliegender Phasen fast immer in derselben Form auf verschiedenen Etappen zwischen der vegetativen Oberfläche des Eies und der Spitze der vier centralen, von den Makromeren gebildeten Kegel (Taf. XXVII, Fig. 7—11). Der Transport der Körnchen scheint langsam vor sich zu gehen, da man sonst diese Gebilde nicht so oft zu Gesicht bekäme. Sie erreichen die nach dem Eicentrum konvergierenden Spitzen der Makromerenkegel fast gleichzeitig, scheinen somit ihren kurzen Weg mit glei-



cher Geschwindigkeit zurückzulegen, da man sie an verschiedenen Punkten jener Strecke mehr oder weniger zu gleicher Zeit findet<sup>1</sup>. Am Endziele, d. i. an der Spitze der vier Makromerenkegel, angelangt, lassen sie sich hier ganz deutlich mittels aller kernfärbenden Stoffe nachweisen, jedoch nur während einer kurzen Zeit, denn alsbald verschwinden sie vollständig und definitiv. Offenbar gehen sie in eine andre Form über, höchstwahrscheinlich werden sie aufgelöst und auf einige oder alle Zellen des Keimes mittels deren zentripetaler Fortsätze verteilt. Ob auf alle oder bloß auf einige, konnte nicht entschieden werden, da sie sich nach ihrem Verschwinden nicht mehr durch Tinktionsmittel als distinkte Körnchen nachweisen ließen. Aus der Erscheinung, daß in dem Sammelpunkte der Fortsätze aller 24 Blastomeren ein stark vacuolisierter Raum (Taf. XXVII, Fig. 11) entsteht, der wie es scheint, hauptsächlich aus den Endstücken der von den acht centralen Zellen ausgehenden Fortsätze gebildet wird, ist zu folgern, daß jene Fortsätze wahrscheinlich die rätselhaften Einschlüsse in sich aufnehmen. So viel wenigstens an entsprechend tingierten Präparaten bemerkt werden konnte, färben sich die centralen Spitzen jener Zellen, besonders die massiveren Fortsätze der vier apicalen Zellen 1a'—1d' intensiv mit Fuchsin (Taf. XXVII, Fig. 10), ähnlich wie das Plasma tätiger Drüsenzellen; man sieht ferner, daß nach Färbung mit Methylenblau-Fuchsin diese Spitzen in einer bestimmten Phase einen blauen Ton annehmen, ebenso wie die verschwundenen Körnchen. Diese Bilder sprechen zugunsten der Ansicht, daß bloß einige Zellen und vorzüglich diejenigen des ersten Quartetts, welchen die wichtige Aufgabe der Erzeugung des ganzen Kreuzes obliegt, einen Stoff aufnehmen oder richtiger von den vier Makromeren übernehmen, der für ihre spätere Funktion von Belang ist. Ob es ein Nährstoff oder irgendein spezifischer Stoff ist, läßt sich schwer entscheiden, desgleichen ob er von den Makromeren bloß dargereicht oder gegen einen andern ausgetauscht wird. Die tinktionellen Eigenschaften der in Rede stehenden Dotterelemente weisen darauf hin, daß wir hier mit einem von den gewöhnlichen hellgelben Dotterkörnchen des *Physa*-Eies entschiedenen verschiedenen Stoffe zu tun haben, durch dessen Aufnahme bzw. Abgabe gewisse Zellen des 24zelligen Stadiums sich qualitativ ändern,

---

<sup>1</sup> An manchen Schnitten sieht man sie in Gestalt von Körnchenkugeln, an andern als unregelmäßige vom vegetativen Pol gegen das Centrum hinziehende Körnchenstreifen (Fig. 8).

daß wir somit einen exquisiten Differenzierungsprozeß der Blastomeren vor uns haben.

Die oben beschriebenen Vorgänge liefern zugleich den Beweis, daß das 24-zellige Ruhestadium unter allen wohl das längste und in mancher Hinsicht sehr charakteristische, bloß in bezug auf den Furchungsprozeß als eine Ruhepause angesehen werden kann, denn vom physiologischen Standpunkte aus scheint es die Phase einer gesteigerten Tätigkeit aller Zellen zu sein. Als Resultat der letzteren kann nicht nur die erwähnte Differenzierung der Ento- und Ectomeren, sondern auch diejenige der Urmesodermzelle 3D angesehen werden. Diese Zelle zeichnet sich nämlich sehr bald durch ihre Vorwölbung am vegetativen Pole unter den übrigen drei Makromeren aus, desgleichen an Schnitten durch ihren sehr massiven, stumpfkegelförmigen centralen Fortsatz, der von Fortsätzen der Ectomeren umgeben wird (Taf. XXVII, Fig. 10). Von einer strengen Sonderung der drei Keimblätter ist auf diesem Stadium noch keine Rede, indem — wie wir an entsprechenden Stellen Gelegenheit haben werden zu zeigen — sowohl die sogenannte Urmesodermzelle als mehrere andre Zellen noch fremdes Material mitführen, dessen sie sich erst bedeutend später entledigen. Für die regen Wechselbeziehungen unter den Zellen sprechen außer den beschriebenen Vorgängen die außerordentlich zarten, plasmatischen, die Blastomeren miteinander verbindenden Brücken, die besonders in diesem Stadium an Präparaten, die in FLEMMING'scher Mischung oder in Sublimat fixiert waren, mit großer Deutlichkeit wahrzunehmen sind. Auch an späteren Stadien ist aus den zahlreichen stärkeren und zarteren Verbindungsbahnen, die zwischen einzelnen Blastomeren und ganzen Zellengruppen für längere oder kürzere Dauer hergestellt werden, zu schließen, daß ein reger Verkehr zwischen den Teilen des Keimes stattfindet.

#### Allgemeines über die Ectosomen.

Um mit den Ectosomen gleich hier abzuschließen, müssen wir denselben noch einige vergleichende Beobachtungen widmen.

Ähnliche Gebilde sind bereits in andern Tiergruppen beobachtet worden. JENNINGS ('96) beschreibt bei *Asplanchna* distinkte sphärische Körnchen, welche am Stadium von acht Zellen noch unregelmäßig im Dotter einer einzigen Zelle  $d^{4.1}$  (unsre 1D) zerstreut liegen, später aber bei jeder Teilung auf der freien ventralen Oberfläche der Mutterzelle sich konzentrieren. Erst kurz nach Erreichung des 32-zelligen Stadiums, in welcher Phase die siebente Teilung von  $d$  stattfindet,

beginnt ihre Wanderung von der ventralen vorderen nach der dorsalen hinteren Fläche der Zelle  $d^{7.1}$ . Das Endziel dieser Wanderung wird bald bei der achten Teilung dieser Zelle erreicht, wobei die von diesem Autor als »clouds of granules« bezeichneten Körnchengruppen in die kleinere Descendentin  $d^{8.2}$  herüberwandern und anfangs einen äquatoriellen Ring um den Kern derselben bilden, sich aber bald in zwei polständige Gruppen auflösen. Diese Zelle wird von JENNINGS als die Entodermzelle betrachtet.

Die weiteren Schicksale der »clouds of granules« sind JENNINGS unbekannt geblieben, desgleichen wird über ihre Abkunft keine Angabe gemacht, außer daß sie als Konzentrationen im Dotter entstehen. Ihre Bedeutung für den Furchungsprozeß liegt nach JENNINGS in dem handgreiflichen Differenzierungsvorgang in den sie einschließenden Zellen.

Mit den Körnchengruppen von *Asplanchna* können nach HÄCKER die von ihm als »Ectosomen« bei *Cyclops* beschriebenen Gebilde verglichen werden. Es sind dies zahlreiche, rundliche, verschieden große Körnchen, welche »jeweils um den einen Pol der zur Keimbahn gehörigen Teilungsfigur geschart sind und eine große Affinität zu roten Farbstoffen bekunden, während die Chromosomen blaue Farbstoffe aufnehmen«.

Sie erscheinen zum erstenmal im Asterstadium der ersten Furchungsteilung an der Basis der einen Sphäre, verteilen sich darauf außerhalb derselben in ihrem ganzen Umkreise und verbleiben hier noch während des Diasterstadiums. Nach der Neubildung der Tochterkerne treten an ihre Stelle einige größere Brocken auf, welche in der Nachbarschaft der Kerne zwischen den Dotterschollen eingebettet sind. Während der Ruhestadien verschwinden die Brocken vollständig.

Ganz dieselbe Erscheinung wiederholt sich an allen späteren Stadien bei der Teilung der Keimbahnzellen, und erst bei den zwei letzten Teilungen, aus denen die primäre Urogenitalzelle und die beiden definitiven Urogenitalzellen hervorgehen, ändert sich das Bild insofern, als die Ectosomen, nicht wie in allen vorhergehenden Teilungen, um den einen Spindelpol geschart, sondern im ganzen Umkreis der Teilungsfigur im Cytoplasma verbreitet sind.

HÄCKER faßt die Ectosomen als Abkömmlinge der Nucleolen auf und dementsprechend die Vorgänge in den Keimbahnzellen als Ausdruck einer eigentümlichen Differenzierung ihrer Kerne, deren Chromatinsubstanz andre Qualitäten als die der übrigen Kerne besitzt.

Diese Auffassung führt zur Annahme »eines besonderen Kernplasmas der Keimbahnzellen und einer durch äußerliche Vorgänge nachweisbaren Kontinuität des Keimplasmas«.

Auf die Erklärung HÄCKERS der einseitigen Lagerung der Ectosomen im Umkreis der einen Sphäre wollen wir hier nicht näher eingehen und verweisen auf die diesbezüglichen Ausführungen desselben S. 237—238.

Die »Ectosomen« von *Physa* sind denjenigen von *Cyclops* eben nur in bezug auf diese einseitige Lagerung im Umkreis der einen Sphäre ähnlich, weshalb wir für dieselben die Bezeichnung HÄCKERS adoptiert haben. Sie unterscheiden sich sonst von den letzteren in mehrfacher Beziehung. Wie aus Fig. 1, Taf. XXVII, zu ersehen ist, liegen sie im Asterstadium nicht an der Basis der Sphäre wie bei *Cyclops*, sondern außerhalb derselben im Dotter eingebettet, dagegen sind sie während der Neubildung der Tochterkerne in der Sphäre selbst gruppiert (Fig. 5). Ferner verschwinden sie während der Ruhestadien der Kerne nie vollständig, sondern treten im Gegenteil sehr deutlich hervor (Fig. 6). Schließlich zeigen sie eine Neigung zur Aufnahme und Festhaltung blauer Farbstoffe wie die Chromosomen (Methylenblau, Hämatoxylin, Eisenhämatoxylin) und nicht wie diejenigen von *Cyclops* zur Aufnahme von roten Farbstoffen. Mit Rücksicht auf diese letztere Eigenschaft dürften sie also eher als Abkömmlinge des Chromatins als diejenigen der Nucleolen angesehen werden.

Wenn also zwischen den Ectosomen von *Cyclops* und *Physa* eine äußerliche Ähnlichkeit nicht zu verkennen ist, so scheinen es doch spezifisch andre Gebilde zu sein, worauf auch ihre ganz verschiedenen Endschicksale hinweisen. Bei *Cyclops* gehen sie nämlich, wie bereits erwähnt wurde, in den Urogenitalzellen, bei *Physa* in den Ectodermzellen auf. Sehr charakteristisch für die Ectosomen der letzteren Form ist der Umstand, daß sie in den Entodermzellen, bzw. der Entomesomere nur so lange verbleiben bis das dritte Quartett von Ectomeren abgegeben worden ist. Erst jetzt folgt gleichsam der Schlußakt der Differenzierung des Entomesoderms, die in der Entfernung eines überflüssigen Stoffes sich kund gibt. Auch bei *Asplancha* ist es die Mutterzelle des Entoderms, welche schließlich die »clouds of granules« aufnimmt, deren Endschicksale jedoch unbekannt sind.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß es sich in beiden Fällen nur um eine besondere Erscheinung des Stoffwechsels handelt. Zurzeit

können wir freilich über das Wesen der Körnchengruppen nichts Positives aussagen.

Es mag noch zum Schluß hinzugefügt werden, daß die bei *Physa fontinalis* beobachteten Vorgänge sich genau in derselben Weise bei *Physa hypnorum* abspielen, woraus gefolgert werden darf, daß die Erscheinung der Körnchengruppen unter den Gasteropoden verbreitet ist. Vielleicht gehören in dieselbe Kategorie die von BLOCHMANN bei *Neritina* beobachteten, stark lichtbrechenden Körnchen, welche bereits in den beiden ersten Furchungszellen erkennbar sind und bis zu ihrem Übergang in die Velarzellen verfolgt werden konnten. In der Arbeit FUJITAS ('04), die ich soeben erhielt, finde ich in den Fig. 8—14, welche das 4—16 zellige Furchungsstadium von *Siphonaria lepida* darstellen, an dem vegetativen Pole je vier an der Polarfurche liegende Körper eingezeichnet, über welche leider weder der Text noch die Tafelerklärung irgend einen Aufschluß gibt. Nach der Lage und den charakteristischen Umrissen dieser Gebilde zu schließen, glaube ich ganz bestimmt annehmen zu können, daß sie unsern Ectosomen vollkommen identische Gebilde sind. Ist dies tatsächlich der Fall, alsdann findet unsre obige Vermutung, betreffend die Verbreitung der Ectosomen im Molluskenkreise eine neue Stütze. Es ist auch höchst wahrscheinlich, daß schon FOR (1880) die Ectosomen bei *Planorbis marginatus* beobachtet hat, denn er bemerkt S. 115, daß am 16-zelligen Stadium sich das reichliche Pigment des Eies an der Oberfläche der vier Makromeren ansammelt, um sich bei der weiteren Furchung aufzulösen.

Von 24—29 Zellen. Teilung von  $2a'—2d'$  und  $3D$   
(Taf. XVIII, Fig. 16).

Die nächste nach der Ruhepause folgende Teilung betrifft die Zellen  $2a'—2d'$  und ist inäqual und dextrotrop. Die kleineren oberen Descendenten  $2a''—2d''$  kommen hinter die Polzellen  $1a'—1d'$  in die Lücken zwischen je zwei Tochterzellen des 1. Quartetts  $1a^2—1d^2$  zu liegen (Fig. 16). Sie sind zu jener Zeit die kleinsten Zellen im Keime, die zugleich durch ihr helles Plasma auffallen. Es mag schon an dieser Stelle hervorgehoben werden, daß sie bemerkenswerterweise bis in die späten Larvenstadien ungeteilt bleiben. Da sie nachher an den Enden der Arme des aus den vier Apicalzellen des 1. Quartetts ( $1a'—1d'$ ) sich aufbauenden Kreuzes liegen, so werden sie als »Endzellen« des Kreuzes oder viel häufiger mit dem englischen Terminus »tip-cells« bezeichnet. Die andern Descendenten

$2a^{12}$ — $2d^{12}$  nehmen indessen an der Ausbildung des Kreuzes gar keinen Anteil.

Während die geschilderte Teilung im Gange ist, sieht man die Makromere  $3D$  sich ebenfalls zur Teilung anschicken. Als Mutterzelle des Urmesoderms macht sie sich, wie erwähnt, schon im Stadium von 24 Zellen durch ihren sehr stark ausgebildeten Centralfortsatz, sowie durch die Hervorwölbung über das Niveau der drei übrigen Makromeren leicht kenntlich. Jetzt zieht sie sich kugelig zusammen, wölbt sich noch stärker über das Niveau des Keimes hervor und bildet eine Spindel aus. Ihre Teilung wird aber erst in der nachfolgenden und nur ausnahmsweise in dieser Phase durchgeführt, so daß ein Stadium mit 29 Zellen zu selteneren Ausnahmen gehört.

Von 28—33 Zellen (Taf. XVIII, Fig. 16—19).

Bereits während der Teilung der oberen Zellen des 2. Quartetts bereiten sich schon die unteren nämlich  $2a^2$ — $2d^2$  zur Teilung und legen Spindeln an, die anfangs beinahe vertikal liegen, später erst nach links geneigt erscheinen. Die Teilung ist inäqual und läotrop, indem die verhältnismäßig sehr kleinen Tochterzellen  $2a^{22}$ — $2d^{22}$  nach dem vegetativen Pole zu abgeschnürt werden und jede derselben sich später an die korrespondierende Makromere anlehnt, dieselbe halbmondförmig umfassend. Diese Zellen verdienen insofern unsere Aufmerksamkeit, als sie ähnlich den Endzellen des Kreuzes sehr lange ungeteilt bleiben, unterscheiden sich jedoch von den letzteren dadurch, daß sie sich doch bei etwa 72 Zellen teilen und zwar in einzelnen Quadranten in verschiedener Weise, worauf wir noch später zu sprechen kommen.

Bevor noch die soeben beschriebene Teilung zu Ende kommt, geht die Makromere, von der schon im früheren Absatz die Rede war, in Teilung über. Diese ist (ähnlich wie bei *Planorbis*) im hohen Grade inäqual und dextiotrop. Die kleine Tochterzelle, welche fast genau an den vegetativen Pol zu liegen kommt, wird trotz ihrer geringen Größe als Makromere ( $4D$ ) bezeichnet, wobei der Umstand entscheidet, daß sie von nun an als reine Entodermzelle mit den übrigen Entodermzellen ( $3A$ — $3C$ ) die vegetative, entodermale Polrosette bildet, während die große Tochterzelle  $4d$  zum Urmesoderm wird.

Die Furchungshöhle ist in diesem Stadium verhältnismäßig klein und spaltförmig.

Teilung des dritten Quartetts  $3a-3d$  und der Apicalzellen  $1a'-1d'$ . Von 33–41 Zellen (Taf. XVIII u. XIX, Fig. 18–22).

Am Übergange vom 33- bis zum 41- oder 44-zelligen Stadium kommen in den betreffenden Zwischenstadien alle möglichen Kombinationen vor, so daß man genötigt ist recht viele Skizzen zu entwerfen, um sich in den verschiedenen Kombinationen der Teilung gehörig orientieren zu können. Die Ausbildung der Spindeln in einzelnen von den acht in Teilung begriffenen Zellen beginnt schon oft vor Erreichung des 33-zelligen Stadiums, welches somit keineswegs als ein distinktes Ruhestadium angesprochen werden darf. Die frühzeitig angedeutete Teilung schreitet in den genannten Quartetten in ziemlich raschem Tempo fort und ist in jedem derselben inäqual, jene des I. Quartettes beginnt gewöhnlich früher als die des III. Es resultieren aus der Teilung des ersteren vier kleine Zellen ( $1a^{1.1}-1d^{1.1}$ ), die am Apicalpole verbleiben und die wir bei der weiteren Darstellung des Furchungsprozesses unter dem Namen »Apicalzellen« anführen werden. Die Abschnürung derselben erfolgt in läotroper Richtung; am spätesten teilt sich  $1d^1$ . Die Mutterzellen  $1a^{1.2}-1d^{1.2}$ , welche jetzt die Mittelstellung zwischen den Apicalzellen und den Tipzellen einnehmen, werden wir von nun an als »Basalzellen« des Kreuzes ansprechen. Die Kreuzfigur tritt in dieser Entwicklungsphase schon sehr deutlich hervor und ist sehr symmetrisch, wie überhaupt der ganze Keim zu dieser Zeit eine sehr hübsche radiale Symmetrie zur Schau trägt (Fig. 21).

Die vier großen Zellen des dritten Quartetts ( $3a-3d$ ) teilen sich ebenfalls inäqual, aber sonderbarerweise ganz discordant; sie schnüren nämlich ihre kleineren Tochterzellen nach verschiedenen Polen ab. Die beiden vorderen Quadranten  $3a$ ,  $3b$  teilen sich läotrop, die größeren Mutterzellen verbleiben am vegetativen Pole, während die kleineren Tochterzellen  $3a^1$ ,  $3b^1$  nach dem animalen geschoben werden; dagegen teilen sich die beiden hinteren Quadranten  $3c$ ,  $3d$  in dextrotroper Richtung und ihre Tochterzellen  $3c^2$ ,  $3d^2$  bleiben an der vegetativen Seite des Keimes, während sie selbst an die animale zu stehen kommen. Betrachtet man nach vollzogener Teilung dieser vier Zellen den Keim vom vegetativen Pole, so sieht man, daß die untere Etage des jetzt aus acht Zellen bestehenden dritten Quartetts, nämlich die Zellen  $3a^2-3d^2$  nur paarweise einander gleich sind (zwei größere, zwei kleinere); dasselbe Verhältnis sieht man vom animalen Pole an den Zellen der oberen Etage dieses

Quartetts (Fig. 22, 23). Wir haben diese auffallende Discordanz in der Teilung aus dem Grunde hervorgehoben, weil sie mit der späteren Rolle dieser Zellen im Einklang steht. Namentlich sind die Zellen  $3a^2$ ,  $3b^2$  Anlagen des sekundären Mesoderms, während die Zellen  $3c^1$  und  $3d^1$  einen Teil des Ectoderms zu bilden haben. Schließlich wäre noch zu bemerken, daß infolge der soeben beschriebenen ungleichen Verteilung der Descendenten des dritten Quartetts die Polarachse sich etwas nach vorn zu neigen beginnt.

Teilung der Makromeren (Entomeren)  $3A-3C$ . Von 41—44 Zellen (Taf. XIX, Fig. 23).

Bekanntlich hat sich die Makromere  $3D$  bereits am Stadium von 33 Zellen im hohen Grade inäqual geteilt. Wie erinnerlich, wurde die polständige Mikromere ( $4D$ ) als Makromere aufgefaßt. Die Teilung der übrigen drei Makromeren  $3A-3C$  wird in derselben Weise jedoch in läotroper Richtung vollzogen, jede zerfällt nämlich in eine Mikromere und eine Makromere; die ersteren verbleiben am vegetativen Pole, bilden daselbst mit  $4D$  die Polrosette und werden ebenfalls als Makromeren ( $4A-4C$ ) bezeichnet, wogegen sich die eigentlichen Makromeren  $4a-4c$  von diesem Pole entfernen. Die aus der Teilung hervorgegangenen sieben Zellen bilden zusammen mit  $3D$  die Entodermplatte, welche sowohl durch ihre Lage im Centrum des vegetativen Poles, als durch die Undurchsichtigkeit und den hellgelben Ton der sie zusammensetzenden Zellen von der Umgebung absticht. Die apicale Rosette oder die sogenannten Makromeren werden aber alsbald unkenntlich, indem sie lange Fortsätze nach der Furchungshöhle aussenden und bloß ein Teil ihres Plasmas an der Keimoberfläche sichtbar ist. Sie erscheinen demnach sehr abgeflacht, ihre Grenzen sind verwischt, so daß sie sehr leicht übersehen werden können.

Von 44—52 Zellen (Taf. XVIII, Fig. 26, 27).

Teilung der Zellen des ersten Quartetts (Trochoblasten):  $1a^2$ ,  $1b^2$ , des zweiten Quartetts  $2a^{1.2}-2d^{1.2}$  und  $2d^{2.1}$ , sowie der Urmesodermzelle  $4d$ .

Von den sieben obengenannten Ectomeren beginnen zunächst diejenigen des ersten Quartetts sich zu teilen. Es sind die vorderen Trochoblasten  $1a^2$  und  $1b^2$ ; ihre Spindeln liegen fast genau meridional, die Teilung erfolgt in einer zum Meridian senkrechten Richtung und ist ungefähr äqual (Fig. 26). Die vier Descendenten



wachsen in der Folge sehr schnell, ihr ganzes Plasma konzentriert sich in langen centripetalen Fortsätzen, an der Oberfläche bleibt nur eine dünne Schicht mit einem unbeträchtlichen Plasmahofe um den Kern. Infolgedessen zeichnen sie sich durch eine auffallende Durchsichtigkeit aus, und da sie keiner weiteren Teilung bis in die spätesten Furchungsstadien unterliegen, so liefern sie sehr bequeme und sichere Orientierungspunkte. Es sind dies außerdem die am meisten plastischen Zellen, welche, ohne sich zu teilen, sich den stets zunehmenden Dimensionen der betreffenden Keimbezirke anpassen.

Gleichzeitig mit der soeben beschriebenen, beginnt auch die Teilung im zweiten Quartett und zwar zunächst in den vier Zellen  $2a^{1.2}—2d^{1.2}$  \*. Ein Blick auf die Fig. 26, 28 belehrt, daß dieselben symmetrisch hinter ihren Schwesterzellen, d. i. den Tipzellen liegen. Ihre Spindeln sind dextrotrop orientiert, die Teilung ist inäqual, die oberen Tochterzellen  $2a^{1.2.1}—2d^{1.2.1}$  sind kleiner als die unteren. Bei der Auffassung dieser Teilungsrichtung als dextrotrop werden die unteren Zellen  $2a^{122}—2d^{122}$  wegen ihres beträchtlicheren Umfangs als Mutterzellen angesehen und vornehmlich der Umstand beachtet, daß im Moment der Teilung die Tipzellen durch die Tochterzellen nach rechts abgedrängt werden. Jedenfalls aber müssen wir bemerken, daß nach der definitiven Einstellung der geteilten Zellen schwer zu entscheiden wäre, wie die Teilungsspindeln eigentlich orientiert waren, da man in einzelnen Quadranten die Descendenten bald in dextrotroper bald in läotropen Richtung oder aber genau übereinander gelagert findet.

Die Urmesodermmzelle, welche schon am 44-zelligen Stadium stark vorgebuchtet war und etwa am Stadium von 46 Zellen eine horizontal orientierte Spindel ausgebildet hat, teilt sich fast gleichzeitig mit den Zellen des zweiten Quartetts vollkommen äqual und bilateral (Fig. 27, 29). Wir bezeichnen die Tochterzellen mit  $M_1$ ,  $M_2$ . Sie verbleiben noch längere Zeit durch den Zwischenkörper miteinander verbunden, sind anfangs beinahe kugelig, ziehen sich aber bald in die Länge und versinken mit einem Teile ihres Leibes in die Furchungshöhle.

Während die besprochenen Teilungen vor sich gehen, schicken sich auch einige Zellen des dritten Quartetts zur Teilung an, desgleichen die Zelle  $2d^{2.1}$ , während an die zu derselben Etage gehörenden Zellen  $2a^{2.1}—2c^{2.1}$  erst bedeutend später die Reihe kommt.

\*  $2d^{12}$  teilt sich zuerst (in 4 Fällen beobachtet), es bildet sogar noch am Stadium von 41 Zellen eine Spindel aus.

Die kleinere Tochterzelle  $2d^{2.1}$  wird nach links abgeschnürt, eigentlich rein äquatorial. Wie erinnerlich hat in der Serie  $2a^{12}—2d^{12}$  die letztere auch die Teilung zuerst begonnen. Diese frühzeitige Teilung des Quadranten  $d$  steht gewiß in inniger Beziehung zur gleichzeitigen Teilung der Urmesodermzelle.

Von 52—69 Zellen (Taf. XIX, Fig. 29—35).

(Teilung der drei Zellen des zweiten Quartetts  $2a^{2.1}—2c^{2.1}$ , der sechs Zellen des dritten Quartetts  $3a^1—3d^1$  und  $3a^2, 3b^2$ , der drei Entodermzellen  $4a—4c$ , der drei Basalzellen des Kreuzes  $1a^{1.2}—1c^{1.2}$ , schließlich der beiden Urmesodermzellen  $M_1, M_2$ , zusammen 17 Zellen.)

Das Stadium von 52 Zellen ist keineswegs als ein irgendwie charakterisiertes Ruhestadium zu bezeichnen, wir haben es bloß als eine Phase gewählt, in der die Furchungen mehrerer Zellen gleichzeitig vollzogen werden, — heben aber nachdrücklich hervor, daß nach ihrem Abschlusse kein Ruhestadium folgt, im Gegenteil bereiten sich mehrere andre Zellen zur Teilung vor — ein Beweis, daß die Furchung bereits in einem sehr raschen Tempo fortzuschreiten begonnen hat. Wir ersehen nämlich aus der oben gegebenen Übersicht der in Teilung begriffenen Zellen, daß ihrer auf einmal 17 an die Reihe kommen. Zwar erfolgt ihre definitive Teilung nicht synchron, sondern in größeren oder kleinen Intervallen, wobei aber zu bemerken ist, daß eine strenge zeitliche Aufeinanderfolge der Teilungen nicht eingehalten wird, weshalb auch die Ordnung, in der wir dieselben darstellen, nur annähernd bestimmt werden konnte, zumal auch individuelle Schwankungen vorkommen. Es leuchtet somit ein, daß man auf so vorgerückten Stadien die Zusammenstellung von Keimen mit gleicher Zellenzahl auf große Schwierigkeiten stößt, welche nur bei genauer Beobachtung der Teilungsakte selbst überwunden werden können. Vor allem teilen sich die drei Zellen des zweiten Quartetts  $2a^{2.1}—2c^{2.1}$  in spirallätroper Richtung (Fig. 30). Bei Bestimmung dieser Richtung diene uns die definitive Lage der kleineren Tochterzellen und ihr Verhalten gegen die angrenzenden Tipzellen zur Richtschnur. Nachdem diese Teilungen sich in den drei obengenannten Quadranten vollzogen haben, besteht das zweite Quartett aus 24 Zellen, welche in den einzelnen Quadranten in je vier Etagen so verteilt sind, daß in der obersten die Tipzelle des Kreuzes, in den zwei nächstfolgenden unteren je ein Paar und zu unterst wieder je eine Zelle liegen; drei von den untersten schließen sich den Entodermzellen, die vierte ( $2d^{2.2}$ ) dem Mesoderm an.

Von der Seite gesehen präsentieren sich die Zellgruppen dieses Quartetts als im Äquator verbreitete und gegen die Pole hin zugespitzte Streifen, welche die Kreuzarme mit dem Entoderm und Mesoderm verbinden (Fig. 32).

Die Teilung der sechs obengenannten Zellen des dritten Quartetts findet in verschiedenen Zeitpunkten und bei wechselnder Zellenzahl statt. Zunächst teilen sich bloß die vier Zellen:  $3a^2$ ,  $3b^2$ ,  $3c^1$ ,  $3d^1$  (Fig. 29), welche bereits auf dem Stadium von etwa 48 Zellen einzelnweise die Teilungsspindeln auszubilden begonnen haben, doch wird die Teilung erst am Stadium von 57 Zellen in allen vieren vollzogen (Fig. 31). Dieselbe ist äqual und bilateral, die acht Descendenten ( $3a^{21}$ ,  $3a^{22}$ ,  $3b^{21}$ ,  $3b^{22}$ ,  $3c^{11}$ ,  $3c^{12}$ ,  $3d^{11}$ ,  $3d^{12}$ ) liegen nach der Teilung nebeneinander, die der Quadranten *a* und *b* am vegetativen Pole, diejenigen der Quadranten *c* und *d* am animalen. Die zwei Zellen  $3a^1$ ,  $3b^1$  teilen sich ebenfalls in ungleichen Terminen, bald schon am Stadium von 64 Zellen, bald erst kurz vor Erreichung des 69zelligen Stadiums (Fig. 35). Ihr mitotischer Zustand dauert nur ganz kurz, weshalb es einige Mühe kostet sie auf der Teilung zu ertappen. Sie ist bilateral und äqual, ebenso wie die Teilung der unter ihnen liegenden Zellen desselben Quartetts. Das dritte Quartett ist nach den beschriebenen Teilungen sehr symmetrisch zusammengesetzt, enthält nämlich in den vorderen Quadranten acht, in den hinteren sechs, im ganzen somit 14 Zellen. Die beiden hinteren Quadranten zählen deshalb um zwei Zellen weniger als die vorderen, weil ihre untersten Glieder  $3c^2$  und  $3d^2$  ungeteilt geblieben sind und noch lange in Ruhe zu verbleiben haben.

Die drei Entomeren bereiten sich schon auf einem Stadium von etwa 55 Zellen zur Teilung. Bald ist es die rechte, bald die linke, bald die vordere, in der man zuerst eine Spindel erblickt, seltener in allen dreien zugleich (Fig. 31, 33). Vor der Ausbildung der Teilungsspindeln erhebt sich jede derselben über das allgemeine Niveau des Keimes, infolgedessen wird während des ganzen Teilungsprozesses die Furchungshöhle bedeutend vergrößert. Die Spindeln sind in verschiedenen etwas läotropen Richtungen unmittelbar nach ihrem Entstehen orientiert, die einzelnen Zellen werden zwar aus ihrer früheren Lage abgedrängt, trotzdem erfolgt die Teilung ganz harmonisch äqual und bilateral. Die neu gebildeten sechs Zellen bilden in einer bestimmten Phase samt den zwei Urmesodermzellen einen achtzelligen Kranz um die vier Polzellen (Makromeren). Anfänglich sind sie noch abgerundet und stark vorgebuchtet, sehr bald

aber gewinnen sie eckige Konturen und die freien Flächen werden kleiner, da sie mit der Hauptmasse ihres Plasmas in die Furchungshöhle versunken sind (Fig. 36).

Die Teilung der drei Basalzellen des Kreuzes  $1a^{1.2}$ — $1c^{1.2}$  ist in hohem Grade inäqual und leicht läotrop (Fig. 30, 32, 35), eigentlich ist sie radial, da die beiden Descendenten in derselben Ebene verbleiben und sich hintereinander stellen. Erwähnenswert ist der Umstand, daß die streifenförmigen kleineren Descendenten  $1a^{122}$ — $1c^{122}$ , welche zwischen ihre Mutterzellen und die Tipzellen eingezwängt erscheinen, während der ganzen Entwicklung ungeteilt verbleiben. Sie werden als die äußeren Mittelzellen bezeichnet. Merkwürdig verspätet sich die Teilung der Basalzelle im hinteren Arme  $1d^{1.2}$  und ist, wie wir aus Fig. 39 ersehen, fast äqual. Das Kreuz ist auf dieser Entwicklungsphase aus vier Basalzellen, drei Mittelzellen, vier Tipzellen und vier Apicalzellen zusammengesetzt. Zwischen seinen Armen liegen nach vorn beiderseits des Armes *b* die vier Trochoblasten, nach hinten je eine Zelle beiderseits des Armes *d*. Alle diese sechs Zellen zeichnen sich sowohl durch ihre sehr bedeutende Größe als auch durch ihre Durchsichtigkeit aus (Fig. 32).

Die Urmesodermzellen, welche bereits am 64-zelligen Stadium die Teilungsspindeln in schief nach den Polen convergenter Richtung auszubilden beginnen (Fig. 34), teilen sich diesmal sehr inäqual, indem sie ihre verhältnismäßig sehr kleinen Descendenten ( $m_1$ ,  $m_1$ , Fig. 36) gegen den vegetativen Pol genau unter die Makromere  $4D$  abschnüren. Da sich diese kleinen Zellen bald abflachen und zum großen Teil von  $4D$  überlagert werden, so lassen sie sich nur an sehr gelungenen Präparaten auffinden. Der Keim braucht zur Erreichung der soeben beschriebenen Zellenzahl etwa 70 Stunden — sehr viel Zeit nimmt in der Phase von 58—69 Zellen die Abfurchung der drei Entodermzellen in Anspruch.

Bevor wir uns der Schilderung von weiteren Teilungsvorgängen zuwenden, wollen wir auf die Symmetrie des Keimes, wie sie auf dem erreichten Stadium von 69 Zellen zutage tritt, in Betracht ziehen. Auf der animalen Eihälfte fällt vor allem die für Mollusken und Anneliden so charakteristische Kreuzfigur auf (Fig. 32), deren Zusammensetzung wir bereits kennen, auf der vegetativen bemerkt man eine überraschend ähnliche Gruppierung der Zellen (Fig. 33, 36), namentlich fällt die aus den Makromeren zusammengesetzte Polrosette auf, welche den Apicalzellen des Kreuzes entspricht. Die paarig in den Hauptradien gruppierten Ento- und Mesomeren ent-

sprechen ihrer Lage und ihrem Verhältnisse zu den Polzellen nach den Basal- und Medianzellen des Kreuzes. Ihre Teilung war jedoch bilateral, während die der korrespondierenden Kreuzarme radial ist und erst später in bilaterale übergeht. Der daraus resultierende Unterschied besteht darin, daß jene vegetativen Zellen sich eng aneinander anschließen, während die radial geteilten Kreuzarme freie Interradialräume zwischen sich lassen.

An die Basalzellen der Kreuzarme reihen sich zunächst je eine Mittelzelle (den Arm *d* ausgenommen) und nach ihnen je eine den Kreuzarm abschließende Zelle des zweiten Quartetts an. Diesen Endzellen der Kreuzarme entsprechen an der vegetativen Eihälfte in ganz analoger Weise gelagerte Zellen, die ebenfalls dem zweiten Quartette angehören (d. i.  $2a^{22}$ — $2d^{22}$ ) und wie die ersteren bis in sehr späte Entwicklungsstadien ungeteilt bleiben. Zwischen den Kreuzarmen des animalen Poles liegen ebenso sechs Zellen, wie an der vegetativen Eihälfte und zwar in der nämlichen Anordnung, d. i. zu beiden Seiten des vorderen Armes je zwei, zu beiden Seiten des hinteren je eine, nämlich die Zellen  $1c^2$ ,  $1d^2$  an der animalen, und  $3c^2$ ,  $3d^2$  an der vegetativen Kreuzfigur. Die Armenden der beiden Kreuze werden miteinander durch je vier am Äquator des Keimes gelegene Zellen des zweiten Quartetts verbunden. Die obengenannten zwischen den Kreuzarmen liegenden Zellen werden dagegen durch zwei im Äquator gelegene Zellenpaare des dritten Quartetts verbunden.

Somit läßt sich die gesamte Oberfläche des Keimes sowohl in der Richtung der animalen und vegetativen Kreuzarme, als auch durch Meridiane, die man sich in den Interradien denken würde, in vier Quadranten zerlegen. Dabei kommt auch die bilaterale Symmetrie in der Keimanlage besonders zum Ausdruck, indem an den beiden Eihälften die Zusammensetzung der vorderen und hinteren Interradien miteinander harmonisiert, während der in beiden Kreuzfiguren abweichend gestaltete hintere Arm *d* in die Medianebene des Keimes zu liegen kommt und auf der vegetativen Seite sowohl die Urmesodermzellen als auch die Anlagen des sekundären Mesoderms und die Entodermzellen bilateral verteilt erscheinen.

Diese für das Verständnis des weiteren Ausbaues der Keimanlage wichtigen Lagerungsverhältnisse werden übrigens an andern Stellen unsrer Darstellung zur Sprache kommen.

Von 69—82 Zellen (Taf. XIX u. XX, Fig. 33—40).

Nach einer kaum angedeuteten Ruhepause, während welcher die Furchungshöhle durch lange Fortsätze der meisten Zellen bis auf enge Spalträume reduziert wird, beginnen wieder viele Zellen beiläufig zu gleicher Zeit ihre Teilung. Die vier Zellen des sekundären Mesoderms  $3a^{2.1}$ ,  $3a^{2.2}$  und  $3b^{2.1}$ ,  $3b^{2.2}$  (Fig. 36), ziehen schon am Stadium von etwa 70 Zellen ihre langen Fortsätze aus der Furchungshöhle zurück, runden sich ab, wölben sich über das Niveau der Nachbarzellen vor und erzeugen in schiefer, nach dem vegetativen Pol convergierenden Richtung winzige Zellen, welche nach vollzogener Teilung sich den nächstliegenden vier Entodermzellen eng anschließen und dieselben halbmondförmig umfassen (Fig. 38). Diese vier kleinen Zellen (Mikromeren des sekundären Mesoderms) sind auffallend reich an Chromatin.

Fast gleichzeitig teilen sich an der animalen Eihälfte die sogenannten hinteren Trochoblasten  $1c^2$  und  $1d^2$  ungefähr äqual; ihre Teilungsspindeln sind meridional orientirt nach Art derjenigen bei der Teilung der vorderen Trochoblasten; die Descendenten kommen ebenfalls hintereinander (in den Interradialstrahlen des Kreuzes) zu liegen. In der Regel geht die Teilung von  $1c^2$  derjenigen von  $1d^2$  voran (Fig. 37).

Zugleich wird, wie im vorigen Kapitel erwähnt wurde, auch die Teilung der hinteren Basalzelle des Kreuzes  $1d^{1.2}$  vorbereitet durch eine radial gerichtete Spindel, sie wird aber ausnahmsweise schon am Stadium von 75, in der Regel aber erst in demjenigen von 82 Zellen oder noch später vollzogen. Die beiden Tochterzellen sind anfänglich gleich groß (Fig. 39), später wächst jedoch die Basalzelle  $1d^{1.2.1}$  auf Kosten ihrer Schwesterzelle  $1d^{1.2.2}$  (Mittelzelle), welche dadurch den entsprechenden Mittelzellen der übrigen Arme ( $1a^{1.2.2}$ — $1c^{1.2.2}$ ) an Größe fast gleich kommt.

Es beginnt ferner auch in den hinteren Zellen des dritten Quartetts  $3c^{1.1}+3c^{1.2}$  und  $3d^{1.1}+3d^{1.2}$  der Teilungsprozeß, wobei weder ein bestimmter Zeitpunkt noch eine bestimmte Nacheinanderfolge eingehalten wird (Fig. 36, 38, 40, 42). Der Teilungsmodus dieser Zellen ist demjenigen der vorderen zwei Paare dieses Quartetts, d. i. des sekundären Mesoderms, analog, sie schnüren nämlich ebenfalls zwei Paare von kleinen, chromatinreichen Zellen nach unten, d. i. gegen den vegetativen Pol, ab, welche den obenerwähnten Mikromeren an Größe fast gleichkommen und sich den Zellen  $3d^2$ ,  $3c^2$  unmittelbar anschließen (Fig. 42).

Am vegetativen Pole teilt sich in dieser Entwicklungsphase eine von den vier oben mit den Tipzells des Kreuzes verglichenen Zellen des zweiten Quartetts, nämlich  $2b^{2.2}$  und zwar fast äqual und läotrop (Fig. 40). Ihre Descendenten werden beiderseits von den Zellen des dritten Quartetts eingefasst. Schließlich teilt sich noch die Zelle  $2d^{2.1.2}$  in dextrotroper Richtung inäqual (Fig. 36), wobei die kleinere Tochterzelle höher zu liegen kommt.

Wir hätten somit nach Abschluß der oben besprochenen Teilungen ein Stadium mit 82 Zellen (Fig. 39, 40), die sich etwa folgendermaßen auf einzelne Quartette verteilen:

auf den ersten entfallen 20 Zellen				
-	-	zweiten	-	26
-	-	dritten	-	22
-	-	vierten	-	10
				4 Makromeren
				<hr/> zusammen 82.

Von 82—98 Zellen (Taf. XX, Fig. 38—44).

Mit dem von nun an im schnelleren Tempo fortschreitenden Furchungsprozesse wird die Anzahl der synchron in Teilung begriffenen Zellen naturgemäß immer größer. Die individuellen Unterschiede in der Aufeinanderfolge einzelner Teilungen werden immer bedeutender. Ruhepausen fehlen, man kann daher in der Darstellung der Furchungsstadien bloß die durchschnittlich am frühesten auftretenden Teilungen zur Richtschnur nehmen.

In den nun zu beschreibenden weiteren Teilungen kommen zunächst sechs Entodermzellen ( $4a^1$ ,  $4a^2$ — $4c^1$ ,  $4c^2$ ) an die Reihe; sie beginnen schon am Stadium von etwa 80 Zellen einzeln die Spindeln auszubilden, seltener befinden sich alle sechs gleichzeitig in Mitose und noch seltener in derselben Phase (Fig. 38, 40). Vor der Ausbildung der Spindeln erheben sie sich stark über das Niveau der ruhenden Zellen und orientieren ihre Spindel, wie dies an vielen Präparaten festgestellt wurde, nach verschiedenen Richtungen, die Abschnürung erfolgt aber stets in der Richtung der Makromerenrosette, worauf die untereinander gleichen Descendenten einen Doppelkranz von je sechs Zellen um dieselbe bilden (Fig. 42). Von diesen zwölf Descendenten sind acht:  $4a^{2.1}$ ,  $4a^{2.2}$ ,  $4b^{1.1}$ ,  $4b^{1.2}$ ,  $4b^{2.1}$ ,  $4b^{2.2}$ ,  $4c^{1.1}$ ,  $4c^{1.2}$  in bezug auf den vegetativen Pol radial, die übrigen vier mehr schief gestellt. Das Entoderm besteht jetzt aus zwölf

Mikromeren und vier Makromeren ( $4A-4D$ ) und bildet eine von den umgebenden Ecto- und Mesodermelementen wohl abgegrenzte, durch ihre gelbliche Färbung sich abhebende Kuppe aus 16 Zellen.

Im nächsten Umkreise des Entoderms verharren alle Zellen, wenn auch nur für kurze Zeit im Ruhestadium, dagegen beginnt eine immer regere Teilung unter den oberen Zellen des zweiten Quartetts. Vor allem teilen sich um diese Zeit die Zellen  $2a^{2.1.2}$  und  $2c^{1.2.2}$ , die erstere ausnahmsweise am Stadium von 82 Zellen, in der Regel aber viel später, die zweite bald unmittelbar nach dem 82-zelligen Stadium, bald erst später, etwa bei 95 Zellen. Die Abschnürung der Tochterzelle erfolgt nach links. Ferner teilt sich auch  $2d^{1.2.2}$  inäqual in  $2d^{1.2.2.1} + 2d^{1.2.2.2}$  in dextroter Richtung und zwar bald vollzieht es seine Teilung bereits am Stadium von 95 Zellen, bald ist es noch an demjenigen von 97 ungeteilt, wie dies in unsrer Fig. 43 der Fall ist. Wollten wir die ohnehin wankende Zeitfolge berücksichtigen, so müßten wir jetzt zur Besprechung der sich an der animalen Sphäre vollziehenden Teilungen schreiten, wir ziehen es aber vor, der Übersichtlichkeit halber zuvor diejenigen der vegetativen zu beschreiben. Hier teilen sich oft unmittelbar nach den Entodermzellen vier Zellen fast zu derselben Zeit, namentlich die zwei Urmesodermzellen  $M_1$   $M_2$  und die zwei oben mit den Tipzellen des animalen Kreuzes in Parallele gebrachten Zellen des zweiten Quartetts  $2a^{2.2}$  und  $2c^{2.2}$  (Fig. 42). Die Mesodermzellen vergrößern sich vor der Teilung sehr bedeutend, treten etwas aus der Furchungshöhle heraus und bilden bald die rechte, bald die linke, oder beide zugleich die Spindeln aus, deren Achse schief nach oben und außen gerichtet ist. Die Abtrennung der nur etwas kleineren Tochterzellen  $M_{1.1} + M_{2.1}$  erfolgt somit in der Richtung gegen die animale Eihälfte und gegen den Äquatorialgürtel, während die Mutterzellen  $M_{1.2} + M_{2.2}$  in der Symmetrieebene bleiben. Das Urmesoderm besteht nach dieser Teilung aus sechs Zellen: vier Makromeren und zwei Mikromeren. Die vier Makromeren ragen anfangs noch teilweise aus der Furchungshöhle heraus, später sind nur noch die beiden mittleren  $M_{1.2} + M_{2.2}$  an der Oberfläche noch einige Zeit sichtbar, versinken aber bald ganz in die Furchungshöhle.

Die Teilung von  $2a^{2.2}$  und  $2c^{2.2}$  ist inäqual und läotrop, die kleineren Tochterzellen  $2a^{2.2.2}$  und  $2c^{2.2.2}$  bleiben im unmittelbaren Kontakt mit dem Entoderm. Wir erinnern daran, daß die gleichnamige Zelle dieses Quartetts  $2b^{2.2}$  schon längst geteilt ist, während  $2d^{2.2}$  erst bedeutend später sich teilen wird.



An der animalen Eihälfte teilen sich am frühesten die drei Basalzellen des Kreuzes  $1a^{1.2.1}$ ,  $1b^{1.2.1}$ ,  $1c^{1.2.1}$ . Davon teilen sich  $a$  und  $c$  fast äqual und ungefähr radial, die Zelle  $c$  in der Regel später als  $a$ . Im vorderen Kreuzarme geht die Teilung stark inäqual vor sich, indem die ebenfalls radial abgeschnürte neue Basalzelle  $1b^{1.2.1.1}$  auffallend klein ausfällt und seltsamerweise in den spätesten Furchungsstadien ungeteilt bleibt (Fig. 41, 43).

Wir hätten somit nach Abschluß der genannten Teilungen Stadien mit 98 Zellen, welche gleichfalls keinen Ruhepunkt in der regen Zellvermehrung bedeuten, denn bevor sie noch erreicht werden, sieht man schon weitere Zellen sich zur Teilung vorbereiten. Unsre Figuren 43 und 44, welche die dargestellte Phase illustrieren, weisen nur 97 Blastomeren auf, weil die Teilung von  $2d^{1.2.2}$  noch nicht vollzogen ist.

Von 98 bis 123 Zellen (Taf. XX, Fig. 38—50).

Wir beginnen die Übersicht der weiteren Teilungen vom vegetativen Pol aus. Es entstehen binnen einer sehr kurzen Zeit aus den drei Makromeren  $4A - 4C$  durch beiläufig äquale Teilung die drei Zellen des fünften Quartetts  $5a$ ,  $5b$ ,  $5c$ , welche die Zahl der Entodermzellen auf 19 heben (Fig. 46). Der aus den neu entstandenen Zellen und der ungeteilten Makromere  $4D$  bestehende Hinterteil der Entodermscheibe hat eine stumpf dreieckige Gestalt und überragt zu dieser Zeit kappenartig die mittlerweile in die Furchungshöhle fast ganz eingesunkenen medianen Mesodermzellen.

Während die übrigen Derivate des vierten Quartetts noch lange im Ruhestadium verharren, erscheint bereits auf einem Stadium von etwa 107 Zellen das sekundäre Mesoderm ( $3a^{2.1.1}$ ,  $3a^{2.2.1} - 3b^{2.1.1}$ ,  $3b^{2.2.1}$ ) in Teilung begriffen. Es handelt sich diesmal wiederum um Abschnürung von vier rudimentären Zellen, welche sich den bereits vorhandenen vier eng anschließen und in derselben Weise gebildet werden, jedoch bedeutend größer sind. Ihre Indices sind:  $3a^{2.1.1.2}$ ,  $3a^{2.2.1.2}$ ,  $3b^{2.1.1.2}$ ,  $3b^{2.2.1.2}$ , die der Mutterzellen:  $3a^{2.1.1.1}$ ,  $3a^{2.2.1.1}$ ,  $3b^{2.1.1.1}$ ,  $3b^{2.2.1.1}$ . Die Spindeln der vier genannten Zellen haben eine convergente Richtung, d. i. in jedem von den beiden Quartetten, in welchen die genannten Zellen liegen, wird die Mikromere nach entgegengesetzter Richtung abgegeben, nämlich die eine dextro-, die andre läotrop (Fig. 38, 46, 48a).

Erst mit dieser Teilung vollzieht sich die definitive Sonderung des sekundären Mesoderms als eines selbständigen Keimblattes.

Diese Tatsache verdient insofern eine besondere Beachtung, als hiermit die vorderen Bildungscentren des Mesoderms in gewisse Parallele zu der Urmesodermzelle zu stehen kommen, welche letztere ursprünglich ebenfalls fremdes Material mitführt und erst nach Erzeugung des ersten Mikromerenpaares sich zu reiner Mesodermanlage differenziert. Es stellt sich zugleich heraus, daß die Sonderung des Furchungsmaterials in einzelne Keimblätteranlagen erst auf einem sehr vorgerückten Entwicklungsstadium stattfindet, während man sonst dieselbe für Gasteropoden schon im 24-zelligen Stadium als vollzogen darzustellen pflegt.

Nach diesem Exkurs zur Schilderung der weiteren Teilungen übergehend, heben wir hervor, daß auch die Teilung der vier übrigen Makromeren des dritten Quartetts ( $3c^{1.1.1}$ ,  $3c^{1.2.1}$ ,  $3d^{1.1.1}$ ,  $3d^{1.2.1}$ ) ganz analog verläuft, wie die des sekundären Mesoderms. Denn auch diese Zellen haben auf dem Stadium von 84 Zellen vier Mikromeren abgeschnürt, welche ebenfalls reich an Chromatin sind und, wie die ersteren, sich an das Entoderm anlehnen. Die Übereinstimmung in ihrer weiteren Teilung (die ungefähr gleichzeitig mit derjenigen der zweiten Teilung der vier Zellen des sekundären Mesoderms beginnt) (Fig. 47, 48a), besteht darin, daß sie ebenfalls inäqual ist. Doch werden die kleineren Tochterzellen nicht mehr an die vegetative, sondern an die animale Eihälfte, und zwar die rechtsseitigen nach links und die linksseitigen nach rechts abgegeben. Der Zeitpunkt ihrer Teilung schwankt in ziemlich weiten Grenzen zwischen dem 117- bis 130-zelligen Stadium.

Bemerkenswert wäre die vorübergehende Asymmetrie des Keimes während der Abschnürung des zweiten Mikromerenpaares von den vier Zellen des sekundären Mesoderms. Man sieht eine ausgesprochene Tendenz zur Verschiebung des vorderen Teiles bald nach links, bald nach rechts, was indessen bald verwischt wird und für die Ableitung der Asymmetrie des fertigen Tieres belanglos ist.

An der animalen Seite teilen sich im ersten Quartette nur die Apicalzellen  $1a^{11}$ — $1d^{11}$  inäqual und annähernd radial (Fig. 43, 45), die hinteren Quadranten gewöhnlich zuerst. Die vier kleineren Zellen  $1a^{111}$ — $1d^{111}$  bilden wieder die Apicalrosette, die vier größeren (Intermedialzellen)  $1a^{112}$ — $1d^{112}$  liegen interradianal zwischen den Kreuzarmen (Fig. 49).

Indem wir uns zum zweiten Quartette wenden, haben wir vor allem zu bemerken, daß der vordere Quadrant *b* in völliger Ruhe verharret. In den übrigen Quadranten teilen sich zunächst die

drei Zellenpaare, welche unmittelbar unterhalb der Tipzellen liegen:  $2a^{1.2.1} + 2a^{2.1.1}$ ,  $2c^{1.2.1} + 2c^{2.1.1}$  und  $2d^{1.2.1} + 2d^{2.1.1}$ . Die Teilungen erfolgen nach verschiedenen Richtungen, jedoch in den beiden Seitengruppen harmonisch, außerdem teilt sich in den letzteren je eine Zelle der nächstfolgenden Etage:  $2a^{1.2.2}$  und  $2c^{2.1.2}$  und zwar fast äqual. Es ist daran zu erinnern, daß die Teilung von  $2a^{2.1.2}$  bereits in der früheren Phase zu erfolgen pflegt. In dem hinteren Quadranten teilen sich noch zwei Zellen:  $2d^{2.1.2.2}$  und die vegetativ gelegene Zelle  $2d^{2.2}$ , beide ziemlich äqual und in derselben dextiotropen Richtung (Fig. 43—50). Von allen den hierangeführten Teilungsvorgängen wurden verschiedene Stadien mit Spindeln, Zwischenkörpern usw. beobachtet.

Mit der letzteren Teilung ist das 123-zellige Stadium erreicht, welches wir in den Fig. 49 und 50 vorführen. Es hat folgende Zusammensetzung:

im ersten	Quartette	27	Zellen
- zweiten	-	41	-
- dritten	-	30	-
- vierten	-	18	-
- fünften	-	3	-
und		4	Makromeren
<hr/>			
zusammen 123 Zellen.			

Die nun folgenden Hauptereignisse im fortschreitenden Furchungsprozesse betreffen die Teilungen im vierten Quartette, die erste Teilung der vier Zellen des sekundären Mesoderms, die Abschnürung der vier weiteren Mikromeren von den vier Zellen des Urmesoderms und der Anfang der Querteilung in den Kreuzarmen, den hinteren Arm *d* ausgenommen. Die Zelldescendenz läßt sich bei den erwähnten Teilungen noch genau feststellen, weniger leicht im zweiten Quartette, wo die einzelnen Quadranten bereits aus 11—12 Blastomeren zusammengesetzt sind. Bei ihrem weiteren Zuwachs wird es geradezu unmöglich, sowohl die Zahl als die Zusammengehörigkeit der Zellen zu kontrollieren. Da sich somit in einer bestimmten Phase die Gesamtzahl der Blastomeren nicht mehr mit der erwünschten Sicherheit angeben läßt, müssen wir auf die bisherige Darstellungsweise, die auf die gleichzeitige Schilderung des Furchungsganges in allen vier Quadranten Bezug nimmt und stets den Keim als Ganzes vorführt, verzichten. Wir wenden uns vielmehr zur Schilderung der Spezialgeschichte der einzelnen Quartette, wo wir über die weiteren Schicksale ihrer Komponenten, insofern sie noch sicher eruiert werden konnten, näher berichten wollen. (Furchungsübersicht s. hinter S. 560.)

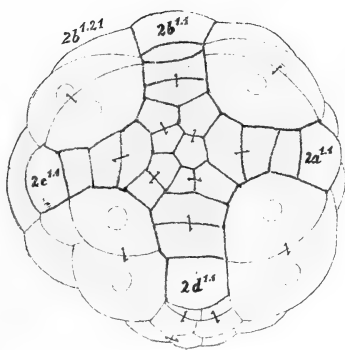
## 6. Geschichte des ersten Quartetts.

### a) Das Kreuz.

Es wird bekanntlich bei der Furchung des Eies von Gastropoden, Amphineuren (*Ischnochiton* Heath), Lamellibranchiaten, Anneliden (? Polycladen) eine sehr charakteristische Kreuzfigur am animalen Pole — vier Endzellen der Arme ausgenommen — ausschließlich aus Descendenten des ersten Quartetts gebildet. Dieselbe wird neulich einerseits mit Rücksicht auf ihre übereinstimmende Form und Lage, anderseits wegen des nämlichen Ursprungs und gleicher Bestimmung als eine bei all' den genannten Gruppen homologe Bildung betrachtet. Es war somit eine wichtige Aufgabe, die Entwicklung der Kreuzfigur und mit ihr die Entwicklungsgeschichte des ersten Quartetts bei *Physa* möglichst genau zu verfolgen, um sichere Anhaltspunkte für einen so vielseitigen Vergleich zu gewinnen. In erster Linie handelte es sich hierbei um die Lösung der schwierigen Frage nach der Beziehung einzelner Kreuzarme zu künftigen Organen, welche uns zum Teil gelungen ist.

Der Ursprung des Kreuzes läßt sich bis zum Furchungsstadium von acht Zellen zurückverfolgen, an welchem das erste Quartett von Ectomeren ( $1a-1d$ ) noch die Elemente des Kreuzes, der Trochoblasten und der Kopfblase in sich vereinigt enthält. Diese Ectomeren erzeugen am 12-zelligen Stadium vier sog. Trochoblasten ( $1a^2-1d^2$ ), sowie die Polrosette ( $1a^1-1d^1$ ), aus welcher erst das ganze Kreuz hervorgeht (ausgenommen die vier Endzellen, die vom zweiten Quartette entspringen). Am 24-zelligen Stadium sieht man diese Rosettenzellen sich für ihre späteren, so wichtigen Schicksale beizeiten vorbereiten. Sie erreichen nämlich bereits in früheren Stadien eine beträchtliche Größe und treten jetzt mittels centripetaler Fortsätze in innige Beziehung zu den Makromeren, von welchen sie (wie bereits an betreffender Stelle des Näheren berichtet wurde) wahrscheinlich das gesamte Material an sog. Körnchengruppen übernehmen. Am 28-zelligen Stadium lehnen sich an dieselben vier andre vom zweiten Quartette stammende Zellen  $2a^{11}-2d^{11}$  unmittelbar an, es sind dies sog. »Tip-cells«, die wir ebenfalls bereits kennen gelernt haben. Bei 33 Zellen findet ihre erste Teilung statt (Fig. 18). Die acht Descendenten werden nach ihrer Lage als »Apicalzellen« und »Basalzellen« des Kreuzes bezeichnet, welches jetzt aus 12 Zellen gebildet ist und recht klar am animalen Pole hervortritt (Fig. 21, 24). Seine Arme sind so orientiert, daß zwei derselben *b*

und  $d$  in die Medianebene, dagegen die andern zwei  $a$  und  $c$  in die Querebene fallen; davon ist  $b$  der vordere,  $d$  der hintere,  $a$  der rechte,  $c$  der linke. Im Stadium von 57—65 Zellen findet die Teilung der drei Basalzellen ( $1a^{1.2}$ — $1c^{1.2}$ ) statt (Fig. 30),  $1d^{1.2}$  teilt sich erst bei 82 Zellen (Fig. 39). Die nach außen abgegebenen Descendenten derselben werden als »äußere Medianzellen« bezeichnet; sie verbleiben bis in das Larvenstadium ungeteilt. Etwa am Stadium von 85 Zellen beginnt die abermalige Teilung der drei Basalzellen  $1a^{1.2.1}$ — $1c^{1.2.1}$  (Fig. 41), dagegen bleibt  $1d^{1.2.1}$  längere Zeit ungeteilt. Die nach außen abgegebenen Descendenten erhalten den Namen »innerer Medianzellen«. Auf die Teilung der Basalzellen folgt unmittelbar diejenige der Apicalzellen, welche bei etwa 116 Zellen zum Abschluß gelangt (Fig. 49). Von den acht Descendenten bilden die vier kleineren  $1a^{111}$ — $1d^{111}$  die Polrosette, die vier größeren kommen in die Winkel zwischen den Kreuzarmen zu liegen, daher ihr Name »Intermediatzellen«. In dieser Phase ist das Kreuz aus vier Apicalzellen, vier Intermediatzellen, vier Basalzellen, in drei Armen aus je zwei Medianzellen und im Hinterarme bloß aus einer, schließlich aus vier Tipzellen, zusammen aus 28 Zellen zusammengesetzt. Die schöne, regelmäßige Gestalt der ganzen Figur tritt



Textfig. 3.

23 zellige Kreuzfigur eines 117—123 zelligen Stadiums. Silberpräparat.

an Silbernitratobjekten besonders charakteristisch hervor (Textfig. 3).

Bis zu dieser Phase hatten wir die Geschichte des Kreuzes bloß zu rekapitulieren, nachdem wir dieselbe bis zum Stadium von 123 Zellen im vorigen Kapitel dargestellt haben. Wir gehen nun zur Fortsetzung derselben über.

Vor allem ist zu beachten, daß sich der bisherige Teilungsmodus insofern verändert, als die nächstfolgenden Teilungen nicht mehr senkrecht oder schief zu den Achsen der Kreuzarme, sondern parallel mit denselben verlaufen. Die Folge davon ist der Beginn einer Längsspaltung der Arme, die mit der Teilung der inneren Medianzelle ( $1b^{1.2.1.2}$ ) anhebt. Dieselbe ist vollkommen äqual und bilateral, die Descendenten zeichnen sich durch ihre Größe und charakteristische Form aus (Fig. 52). Unmittelbar auf diese Teilung, häufig noch vor

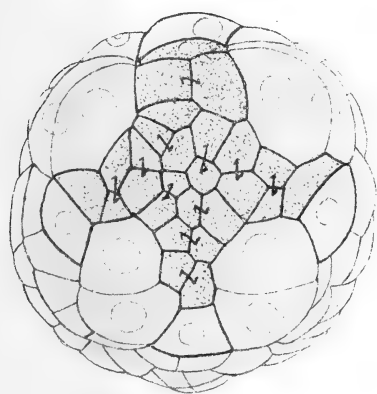
Abschluß derselben, folgt diejenige der Basalzellen  $1a^{1.2.1.1}$ ,  $1c^{1.2.1.1}$ , während die um eine Generation ältere Basalzelle des hinteren Armes  $1d^{1.2.1}$  bald gleichzeitig, häufiger jedoch erst viel später geteilt wird (Fig. 56). Überhaupt unterliegt ihre Teilungsperiode recht bedeutenden Schwankungen. Zur selben Zeit macht sich auf dem animalen Pole eine auffallende Einsenkung bemerkbar, die an der Basis des hinteren Kreuzarmes am tiefsten ist. Nach der Teilung beider Glieder des hinteren Armes wird sie bedeutend geringer. Das Kreuz besteht jetzt aus 27 Zellen (Fig. 56).

Bald nach der Teilung der Basalzelle oder ausnahmsweise mit ihr zugleich teilt sich auch die einzige Medianzelle des hinteren Armes  $1d^{1.2.2}$ ; nach einigen Präparaten dürfte die Teilung der letzteren derjenigen der Basalzelle vorausgegangen sein. Sowohl die Teilung in den Querarmen als im hinteren Arm erfolgt äqual und in der Längsachse derselben. Der hintere Arm setzt sich nunmehr aus fünf Zellen zusammen, d. i. der Tipzelle und vier zu einem Viereck mehr oder weniger regelmäßig gruppierten Zellen und diese Zellenzahl wird bis zur Anlage der Organe nicht mehr vermehrt. Die Längsspaltung des hinteren Armes ist vom vergleichend embryologischen Standpunkte besonders interessant, da sie bei der so nahe verwandten Limnäidengattung *Planorbis* nach HOLMES völlig ausbleibt.

Nun schreitet die Längsspaltung der Seitenarme fort; es teilen sich die inneren Medianzellen  $1a^{1.2.1.2}$  und  $1c^{1.2.1.2}$  in derselben Weise wie die Basalzellen, d. i. vollkommen äqual (Fig. 59). Der karyokinetische Zustand dieser Zellen kommt zwar sehr selten zur Beobachtung, wurde aber doch an mehreren Präparaten gefunden. Ungefähr zu gleicher Zeit teilt sich auch die äußere Medianzelle des vorderen Armes  $1b^{1.2.2}$  im Sinne der Spaltung des Armes und äqual. Das Kreuz besteht sodann, die Tipzellen inbegriffen, aus 31 Zellen und zwar vier Apicalzellen, vier Intermediatzellen, je sechs Zellen in den Seitenarmen, sechs im Vorderarme und fünf im Hinterarme<sup>1</sup> (Fig. 61). Mit dieser Teilung ist die erste Längsspaltung der Kreuzarme vollendet. Sie erstreckte sich bloß in dem hinteren Arme durch dessen ganze Länge bis zur Endzelle, in den beiden Seitenarmen dagegen nur bis zur äußeren Medianzelle und im Vorderarme nur auf die beiden Medianzellen, denn die Basalzelle blieb ungeteilt. Vergleicht man das so-

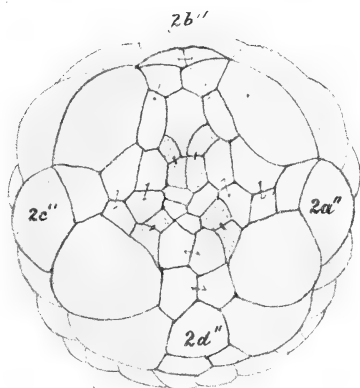
<sup>1</sup> Dieser Arm ist in der Figur durch Einsenkung des apicalen Feldes ganz deformiert.

eben beschriebene und in der genannten Figur abgebildete Stadium des Kreuzes mit dem jüngeren von 23 Zellen (wie in Textfig. 3), so überzeugt man sich, daß es seine ursprünglich schlanke und symmetrische Form bereits eingebüßt hat (vgl. Textfig. 4 und Taf. XXI, Fig. 61). Dies ist eben die Folge der bedeutenden Verbreiterung der Basis seiner Arme. Indem auch sein Centrum mit jedem Schritt der weiteren Entwicklung einen größeren Umfang gewinnt, wird seine typische Gestalt in noch höherem Grade alteriert. Bevor noch die bereits oben besprochene Teilung der äußeren Medianzelle des Vorderarmes eingeleitet wurde, sieht man manchmal eine von den inneren Medianzellen desselben Armes ausnahmsweise eine Spindel anlegen. In der Regel geschieht dies erst nach vollzogener Teilung



Textfig. 4.

30 zellige Kreuzfigur. Silberpräparat.

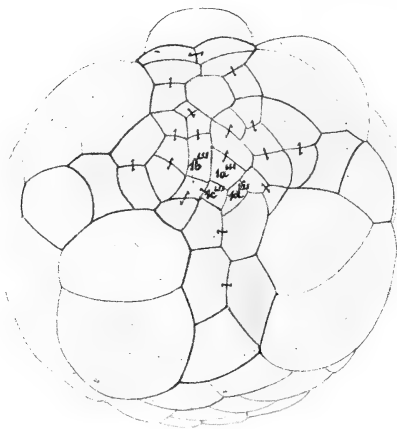


Textfig. 5.

Typische 37 zellige Kreuzfigur. Silberpräparat.

der äußeren Medianzelle. Die vollkommen ausgebildeten Spindeln konvergieren nach vorn gegen die Medianebene. Die Teilung erfolgt in der Regel synchron und ist beinahe vollkommen äqual. Die hinteren Descendenten  $1b^{1.2.1.2.1.1}$  und  $1b^{1.2.1.2.2.1}$  umfassen die Basalzelle von den Seiten und zugleich die anliegenden Intermediatzellen, und verbinden sich mit ihren hinteren Enden mit den inneren Medianzellen der entsprechenden Seitenarme (Fig. 63). Dadurch wird der Kontakt der vorderen Intermediatzellen mit den Trochoblasten aufgehoben. Neben den beschriebenen Teilungen trägt zur weiteren Deformierung des Kreuzes auch die Teilung der Intermediatzellen bei. Sie findet in sehr wechselnder Nacheinanderfolge statt. Die Spindeln liegen mehr oder weniger radial. Die Gestalt der Descendenten ist ziemlich unregelmäßig. Die hinteren äußeren Zellen  $1c^{1.1.2.2}$  und

$1d^{1.1.2.2}$  sind gewöhnlich größer als die übrigen und gelangen zwischen die hinteren inneren Trochoblasten und die Ansätze der Seitenarme zu liegen, wobei sie von den stark aufgetriebenen Trochoblasten mehr oder weniger überdeckt werden. Dagegen sind die äußeren Intermediatzellen der vorderen Quadranten verhältnismäßig klein und stoßen keilförmig an die Basis des Vorderarmes an. Besondere Beachtung verdient der Umstand, daß nachher die Apicalzellen stets derart gruppiert werden, daß die Zelle  $1d^{1.1.1}$  eine genau centrale Lage gewinnt und zwischen den Basalzellen des Hinterarmes zu stehen kommt. Zwischen  $1a^{1.1.1}$  und  $1c^{1.1.1}$  bleibt ein Rudiment der Polarachse nach wie vor erhalten. Das Kreuz besteht



Textfig. 6.

Typische 39zellige Kreuzfigur. Silberpräparat.

nunmehr, die Tip-cells eingerechnet, aus 37 Zellen und wird in der Textfig. 5 nach einem Silbernitratpräparate in ziemlich typischer Ausbildung wiedergegeben (S. 555); die geteilten Intermediatzellen sind punktiert, die übrigen Zellen in den Armen und die Polrosette der vier Apicalzellen sind ohne weiteres erkenntlich.

Nach der Teilung der Intermediatzellen zuweilen aber noch vor ihrem Abschluß (vgl. Taf. XXII, Fig. 68), beginnt die weitere Längsspaltung der Seitenarme,

indem in ihren Basalteilen, die infolge der ersten Spaltung bereits zweireihig geworden sind, neue Teilungen vor sich gehen. Der Keim zählt zu jener Zeit 170—180 Zellen. Den Anfang machen in der Regel die zwei vorderen Basalzellen  $1a^{1.2.1.1.2}$  und  $1c^{1.2.1.1.2}$ . Sie teilen sich etwas schief und beinahe äqual und schließen sich mit den vorderen Basalzellen zu einer Querreihe zusammen. Das Kreuz besteht nach ihrer Teilung aus 39 Zellen (Textfig. 6), erhält aber bald wieder neuen Zuwachs, indem die Teilung von weiteren zwei Basalzellen unmittelbar an die Reihe kommt ( $1a^{1.2.1.1.1}$  und  $1c^{1.2.1.1.1}$ ) (Fig. 76). Die Zeit ihrer Teilung schwankt in geringfügigen Grenzen, und ist fast äqual. Nach ihrem Abschluß sieht man an der Basis der beiden Querarme einen aus vier Zellen zusammengesetzten Bogen, dessen konvexe Seite sich dem Centrum des Kreuzes zuwendet, während



die konkave die in Teilung begriffenen Medianzellen  $1a^{1.2.1.2.2}$  und  $1c^{1.2.1.2.2}$  umfaßt. Die Teilung der letzteren wird bereits im Stadium von 39 Zellen angedeutet, jedoch erst am Stadium von 41 Zellen durchgeführt, worauf die Zahl der Komponenten des Kreuzes auf 43 steigt (Fig. 72). Davon entfallen auf die Seitenarme je 9, auf den Vorderarm 8, auf den Hinterarm 5 und auf die Apical- und Inter-medialpartie 12 Zellen. Bei Betrachtung der zitierten Figur fällt die Umgestaltung des Kreuzes sofort auf. Seine Centralpartie wird zu einer umfangreichen stumpf viereckigen Platte, welche von dem von Haus aus kurzen Vorderarm sowie den Basalteilen der übrigen Arme gebildet wird. Die freien, nunmehr zweizelligen Endstücke der Querarme sind nach hinten umgebogen; der freie Teil des Armes *d* wird gestreckter und verbleibt in der Medianebene. Gleichzeitig erfährt die Gesamtanlage des Kreuzes eine Verschiebung nach vorn. Alle diese hier geschilderten Verhältnisse veranschaulicht unsre nach einem Silberpräparat entworfene Fig. 72. Die Gestalt, die uns hier das Kreuz bietet, erinnert eher an ein ankerförmiges Gebilde. Zur Zeit dieser Umformung ist die gastrale Einstülpung an der vegetativen Seite des Keimes bereits stark vorgeschritten. Es kommt auch bald zur Ausbildung der sogenannten Kopfblase und zur stärkeren Vermehrung des sekundären Mesoderms, welche Vorgänge auf die weitere Umformung des Kreuzes insofern von wesentlichem Einfluß sind, als es infolge derselben nach vorn geschoben und zugleich gleichsam in die Quere ausgedehnt zu werden scheint. Selbstverständlich erfolgt diese Ausdehnung ausschließlich durch rasch vor sich gehende Teilungen sowohl an der Basis der Querarme als insbesondere in der Progenitur der Intermediatzellen.

Während wir somit imstande waren, die Entwicklung des Kreuzes bis zu seiner Zusammensetzung aus 43 Zellen mit aller Sicherheit zu verfolgen und eine genaue Evidenz der Chronologie der Zellteilungen zu führen, konnte seine weitere Entwicklung nicht mehr mit derselben Exaktheit verfolgt werden. Einerseits die zunehmende Kleinheit der Zellelemente, namentlich in der Mitte des Kreuzes, anderseits die Zerrung, welche die Kreuzfigur unter gleichzeitigem Einsinken der vorderen Partie erleidet, erschweren ungemein die Beobachtung. Trotzdem ist es uns gelungen, die Zelldescendenz noch weiter zu führen und die Endschiedsle der wichtigsten Zellen und Zellgruppen zu erforschen.

Wir wenden uns zunächst zur Schilderung der weiteren Teilungen im Vorderarme. Die Basalzelle bleibt ungeteilt; dagegen

teilen sich die vier Descendenten des inneren Medianzellenpaares und zwar, wie aus mehreren Präparaten hervorgeht, zuerst diejenigen der inneren, nachher die beiden äußeren. Die Teilung erfolgt in der Weise, daß sich zuerst die beiden hinteren Zellen  $1b^{1.2.1.2.1.1}$  und  $1b^{1.2.1.2.2.1}$  inäqual teilen, worauf erst die äquale Teilung der beiden vorderen  $1b^{1.2.1.2.1.2}$  und  $1b^{1.2.1.2.2.2}$  folgt (Fig. 73).

Die neu entstandenen Zellen, ebenso wie die äußeren Medianzellen verbreitern sich in der Folge immer stärker, unter gleichzeitiger Verkürzung, und bilden schließlich ein streifenförmiges Band, welches der Basalzelle quer vorgelagert ist, beziehungsweise sich neben derselben in die Breite erstreckt (Fig. 74). Diese ganze Zellgruppe ist bis zu einem Stadium, wo das ehemalige Kreuz bereits aus 70 Zellen zusammengesetzt ist, bis auf die Zellen zu erkennen. Die Tipzelle  $2b^{1.1}$  teilt sich nur ausnahmsweise.

Zu gleicher Zeit mit der Zellenvermehrung im Arme  $b$  vergrößert sich die Zahl der Zellen in den Seitenarmen und zwar sind es wieder die Basalzellen, an die zunächst die Reihe kommt. Zumeist teilen sich in beiden Armen vor allem die hinteren Zellen  $1a^{1.2.1.1.1.1}$  und  $1a^{1.2.1.1.1.2}$ , bzw.  $1c^{1.2.1.1.1.1}$  und  $1c^{1.2.1.1.1.2}$  äqual, womit die dritte Generation der Basalzellen ihren Anfang nimmt. In dessen kann die Ordnung wechseln und ist oft in jedem Arme verschieden, wie dies aus der Fig. 73 zu entnehmen ist. Hieran schließt sich auch die Teilung der hinteren Medianzellen der Seitenarme  $1a^{1.2.1.2.1}$  und  $1c^{1.2.1.2.1}$ , die in demselben Sinne erfolgt, wie die bedeutend früher stattfindende Teilung ihrer Schwesterzellen  $1a^{1.2.1.2.2}$  und  $1c^{1.2.1.2.2}$ .

Die Gesamtzahl der Zellen im Kreuze steigt mit diesen Teilungen bis auf 57. Sie verteilt sich in folgender Weise auf die einzelnen Teile desselben: die Mitte enthält 12, die Seitenarme je 14, der Vorderarm 12 und der Hinterarm bloß 5. In der Fig. 73 zählt das Kreuz bloß 53, da sich im rechten Arme nur 13, im linken 11 (anstatt 14) vorfinden<sup>1</sup>.

Bei weiteren Teilungen, welche wegen der Verschiebung der Kreuzfigur nach vorn nicht mehr genau kontrolliert werden können, gruppieren sich die Descendenten der Basal- und Medianzellen der Hauptsache nach in parallele halbkreisförmige Reihen. Die äußeren Medianzellen der Seitenarme  $1a^{1.2.2}$  und  $1c^{1.2.2}$

<sup>1</sup> Die zum zweiten Quartett gehörenden Tipzellen sind hier stets mitgezählt worden.

und die Tipzellen der Arme ( $2b^{1.1}$  ausgenommen) bleiben bis zum Ende der Entwicklungsgeschichte des Kreuzes ungeteilt.

Während der so regen Furchung in den übrigen drei Armen sieht man die fünf ursprünglichen Zellen des Hinterarmes ungeteilt. Sie nehmen nur im Laufe der Entwicklung des Kreuzes bedeutend an Umfang zu und werden in ihrer ganzen Beschaffenheit den sie umlagernden vier Trochoblasten immer ähnlicher. Die regste Teilung findet wohl gegen das Ende der Geschichte des Kreuzes in den Intermediatzellen statt; leider konnte sie nicht bis ins einzelne verfolgt werden. Die Apicalzellen, welche bis zu einem Stadium von 45 bis 50 Zellen im Kreuze noch sicher ungeteilt nachgewiesen werden konnten, verbleiben allem Anschein nach auch weiterhin ungeteilt. Der helle Streifen, welcher sich in späteren Stadien als die vordere Fortsetzung des Armes *d* zwischen die Basalteile der Querarme keilartig einzuschieben scheint, besteht nach übereinstimmenden Beobachtungen an *Physa* und *Planorbis* aus den Basalzellen des Hinterarmes und den bedeutend vergrößerten und in die Quere gezogenen Apicalzellen (Fig. 74). Das Kreuz zählt bereits ungefähr 90 Zellen. Auf weiteren Stadien sieht man diese Zellen stets an Umfang zunehmen und in die Breite wachsen und die unmittelbare Folge davon scheint die zu sein, daß die Zellenplatte, in deren Mitte sie sich befinden, nach rechts und links auseinandergedrängt wird. Es ist dies die sogenannte Bilateralteilung des Kreuzes. Die seitwärts gedrängten Zellgruppen sind jetzt allseitig von hellen Zellen umlagert und heben sich als zwei rundliche flache Hügel von ihrer Umgebung immer schärfer ab, zumal in ihnen selbst die Zellfurchung äußerst rege fortschreitet und ein namentlich an Silberpräparaten auffallendes, engmaschiges Zellennetz hervorbringt (Fig. 77, 79 *sp*). Es sind dies die Anlagen der bereits älteren Embryologen bekannten Scheitelplatten<sup>1</sup>. Wir haben bei der Darstellung des Auseinanderweichens dieser Scheitelplatten bloß die Apicalzellen im Auge gehabt. Nun aber findet man vor denselben auf späteren Entwicklungsstadien — wie in Fig. 77—79 — noch einige andre durchsichtige und breitgezogene Blastomeren, deren Ursprung uns unklar geblieben ist. Bei *Planorbis* hat HOLMES diesbezüglich recht merkwürdige Verhältnisse beschrieben. Es soll sich nach ihm die Basalzelle  $1b^{1.2.1.1}$ , die ebenso wie

<sup>1</sup> An Silberpräparaten konnte die Zahl der das Kreuz zusammensetzenden Zellen bis zu mindestens 112 Zellen verfolgt werden.

bei *Physa* die ganze Zeit passiv bleibt, durch sämtliche vor ihr gelegene Zellen, d. i. die Medianzellen und sogar durch die inzwischen geteilte Tipzelle nach vorn durcharbeiten, so daß sie schließlich mit den zwei Zellen des zweiten Quartettes  $2b^{2.1.2}$  und  $2b^{1.2.2}$ , welche sonderbarerweise bis jetzt noch ungeteilt geblieben sind, sich verbindet. Bei dieser Wanderung soll diese Basalzelle einem Druck von hinten nachgeben. Wir wollen diese Darstellung nicht in Frage stellen. Die erwähnte Wanderung konnten wir indes bei *Physa* nicht ganz bestätigen, schon aus dem Grunde, weil die Zelle  $2b^{1.1}$  bei derselben in der Regel ungeteilt bleibt. Nach einer lückenlosen Reihe von Stadien, deren Zellgrenzen genau gezeichnet wurden, sieht man allerdings auch bei *Physa*, daß sich die Basalzelle  $1b^{1.2.1.1}$  schließlich unmittelbar mit der Tipzelle verbindet (Fig. 72); von den Apicalzellen trennt sie in der Regel ein Intermediatenpaar. Mit Bezug auf *Planorbis* müssen wir aber hervorheben, daß die schließliche Umwandlung der Kreuzfigur bei beiden in Rede stehenden Arten in auffallend übereinstimmender Weise verläuft.

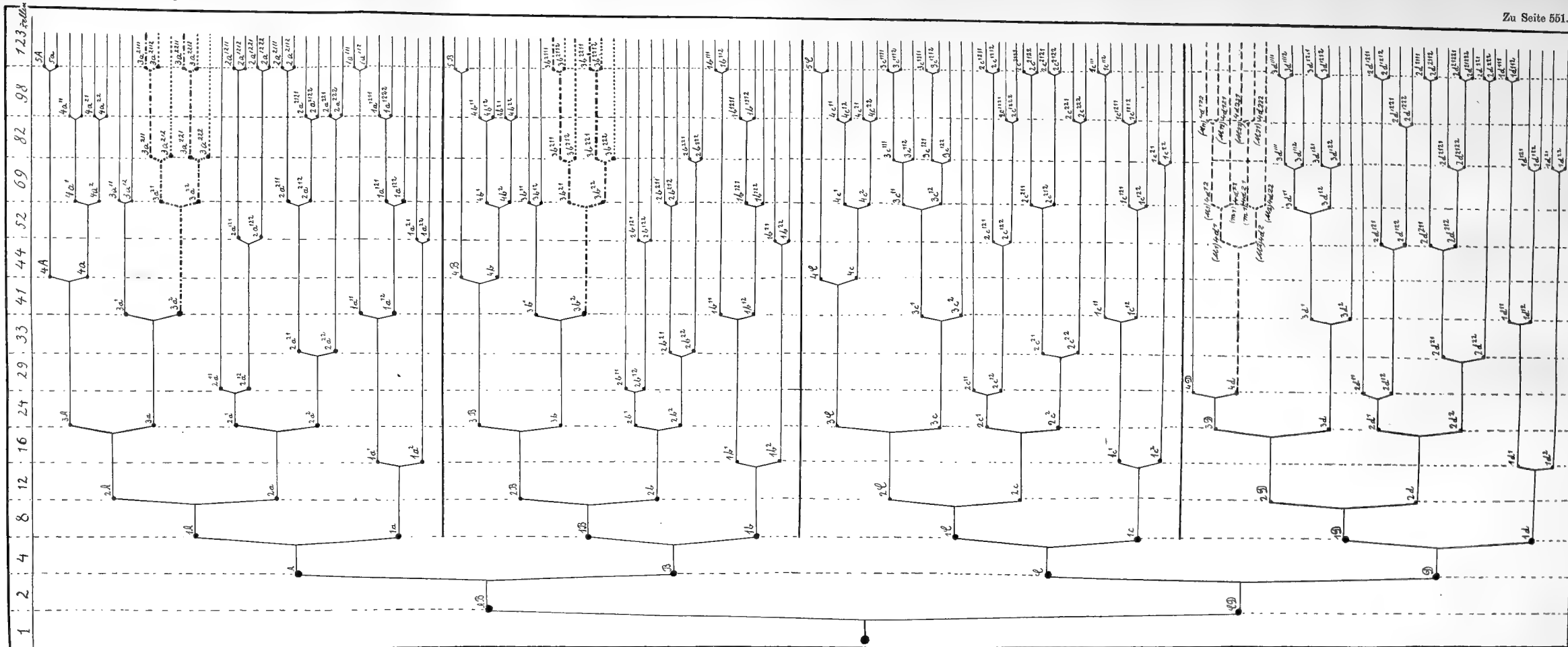
---

Was das Schicksal der übrigen am Aufbau der Scheitelplatte nicht beteiligten Zellen des Kreuzes anbelangt, wäre noch zu bemerken, daß sowohl die vier Zellen des Hinterarmes als auch die äußeren Medianzellen ( $1a^{1.2.2}$  und  $1c^{1.2.2}$ ) und die Tipzellen der beiden Seitenarme neben den hinteren Trochoblasten zur Ausbildung der sog. Kopfblase verwendet werden. Die seitlichen Tipzellen vereinigen sich mit der Tipzelle  $2d^{1.1}$  und umringen zusammen mit den besagten Medianzellen die Kopfblase an ihrer Basis (Fig. 78). In dem Maße, als die Kopfblase an Umfang zunimmt, werden sie schmaler und länger und die hintere Tipzelle wird unter dem Drucke der rasch anwachsenden Trochoblastzellen und infolge der zunehmenden Vorwölbung der ganzen Kopfblase stark in die Länge gezogen, bis sie streifförmig wird, wie dies aus Fig. 78 zu entnehmen ist.

In der beigegebenen Tabelle wird die Zellengenealogie der Kreuzfigur vorgeführt. Die in der oberen Rubrik angegebene Zellenzahl bezieht sich hier nur auf das erste Quartett; es sind somit die Tipzellen nicht mitgezählt. In der unteren Rubrik bedeuten die eingeklammerten Zahlen nur die durchschnittliche Zahl der Zellen in den betreffenden Stadien.



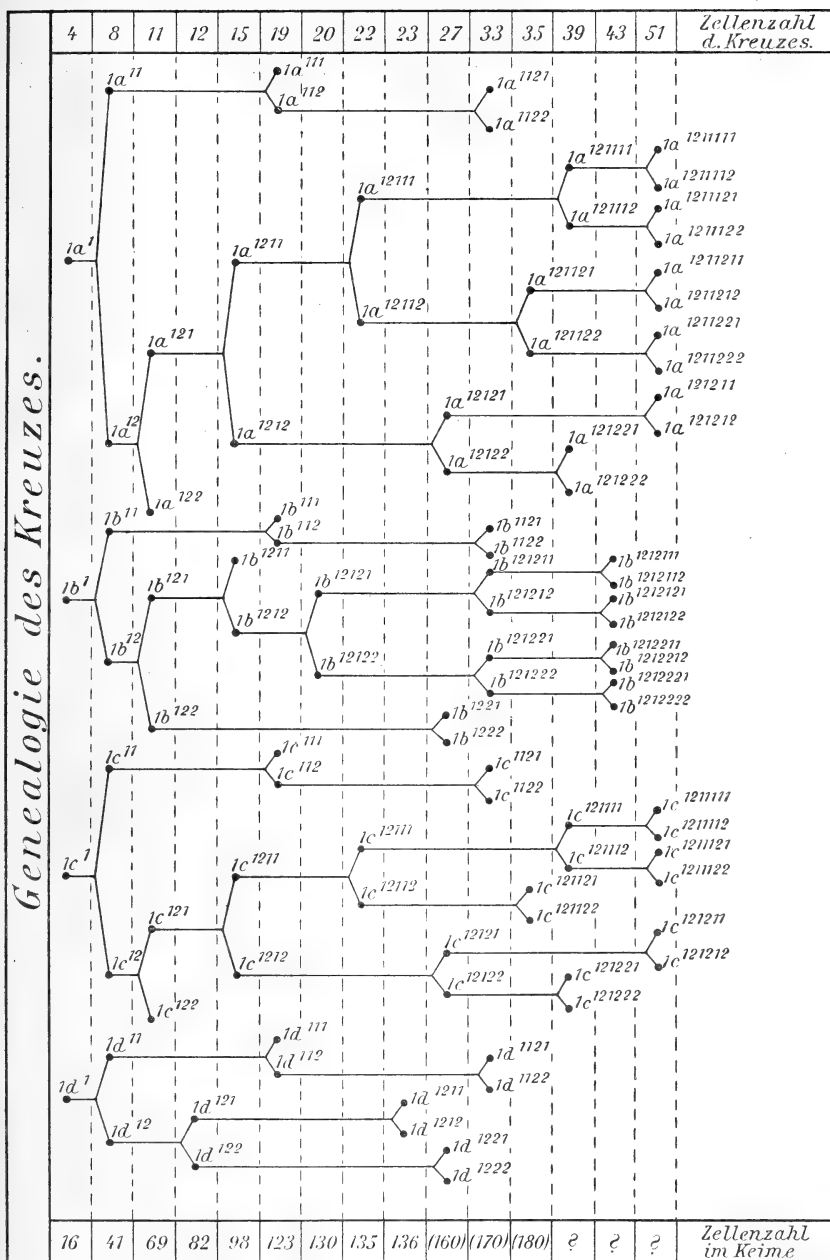




Übersicht der Furchung bei Physa fontinalis.







Anmerkung. Die zum Kreuze gehörenden »Tipzellen« sind hier als Elemente des zweiten Quartetts nicht mitgezählt.

## b. Die Trochoblasten.

Die Geschichte des ersten Quartetts wäre unvollständig, wenn wir des Schicksals der acht übrigen Glieder desselben  $1a^{2.1}$ — $1d^{2.1}$  und  $1a^{2.2}$ — $1d^{2.2}$  nicht Erwähnung täten. Wir haben bereits bei der allgemeinen Schilderung des Furchungsprozesses hervorgehoben, daß sie ihre Lage zwischen den Armen des Kreuzes unverändert behalten und keine Teilung erfahren. Die den vorderen Quadranten angehörenden Zellen bilden sich nachher zu Velarzellen um und lehnen sich von der Seite an die Scheitelplatten. Die hinteren Trochoblasten liefern, wie soeben berichtet wurde, die Hauptbestandteile der Kopfblase.

## c. Bemerkungen über das sogenannte »Apicalorgan«.

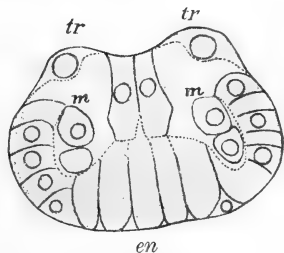
Wir können die Geschichte des ersten Quartetts nicht abschließen, ohne einer in theoretischer Beziehung sehr wichtigen Erscheinung zu gedenken, welche bereits in der einschlägigen Literatur öfters besprochen wurde, nämlich der charakteristischen vorübergehenden Einstülpung der apicalen Partie der Kreuzfigur. Sie erscheint im Furchungsprozesse bei *Physa* zum ersten Male am Stadium von etwa 100 Zellen, zur Zeit, wo die Teilung der Polrosette in apicale und Intermediatzellen stattfindet. Es ist vornehmlich die Mitte des Kreuzes und der hintere Arm, die zunächst einsinken (Fig. 49). Mit der Zunahme der Zellenzahl im Kreuz nehmen auch immer mehr Zellen, die an die Polrosette angrenzen, an der Einsenkung teil. Während das Kreuz 30 bis 40 Zellen enthält (Fig. 68), kann die Einstülpung mitunter so tief werden, daß es zur Bildung eines förmlichen Trichters kommt und vom vegetativen Pole aus gesehen erscheint die Stelle über der Einsenkung ganz durchscheinend; die ganze Konfiguration des Keimes täuscht in einem solchen Falle eine vom animalen Pole ausgehende Gastralinvagination vor. In der Regel ist die Einsenkung ziemlich flach, muldenförmig; diese Mulde ist seitlich von den hinteren, stark vorragenden Trochoblasten, vorn von den seitlichen Armen des Kreuzes und hinten von der Tipzelle des hinteren Armes umrandet (Textfig. 7). An späteren Stadien ändert sich das Bild insofern als sich die Vertiefung mehr in die Länge zieht und die Gestalt einer flachen nach vorn verbreiterten Rinne gewinnt.

Beim Beginn der Entodermeinsenkung verschwindet die Vertiefung der Kreuzmitte nicht, vielmehr erscheint sie infolge der

starken Vorwölbung der inzwischen auseinandergerückten Querarme noch tiefer und wird zusammen mit der ganzen Kreuzanlage, namentlich Hand in Hand mit dem Vorderarme, nach vorn und unten verschoben. Es gibt eine kurze Phase in der Entwicklung des Keimes von *Physa*, wo sich gleichzeitig an beiden Hälften derselben eine Einsenkung befindet, wodurch er die Gestalt einer beiderseits excentrisch eingedrückten Scheibe gewinnt. Die Einsenkung an der animalen Hälfte verschwindet schon während der beginnenden Ausbildung der Kopfblase vollständig, die eingesenkte Partie bildet schließlich eine aus flachen durchsichtigen Zellen bestehende Brücke zwischen den beiderseitigen Kopfplatten.

Ähnliche Einstülpung der apicalen Partie des Kreuzes ist bei *Neritina* (BLOCHMANN), *Trochus* (ROBERT) beobachtet worden. Bei der letzteren Form ist sie derjenigen bei *Physa* sehr ähnlich; sie erreicht das Maximum bei 97 Zellen, ist bei 118 Zellen noch sehr deutlich, verstreicht aber bei 145 Zellen gänzlich. Nun hat A. ROBERT bei *Trochus striatus* an der eingestülpten Apicalfläche einige kurze, langsam schwingende Cilien gesehen, welcher Befund ihn zu weit gehenden vergleichenden Betrachtungen über ähnliche Einstülpungen und das sogenannte Apicalorgan bei Mollusken (*Crepidula*, *Ischnochiton*) und bei Anneliden (*Lepidonotus*, *Podarke*, *Capitella*) und sogar bei Polycladen führt. Die Befunde bei *Physa* liefern für einen Vergleich mit dem Apicalorgan keine Stütze, da an der eingestülpten Partie keine Cilien nachgewiesen wurden. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß ihre Existenz bei gelegentlicher Nachuntersuchung wird festgestellt werden. Aber auch in diesem Falle würde dies für uns noch keinen Beweis für die Auffassung der Einstülpung als eines rudimentären Sinnesorgans liefern, welches den Ahnen der heutigen Formenkreise gemeinschaftlich war. Nach einem Vergleich der Entstehungsweise und der Endschicksale der animalen Einstülpung gewinnt man den Eindruck, daß sich diese Vorgänge bei einzelnen Formen der Mollusken und Anneliden nicht unter eine Kategorie bringen lassen. Sie erheischen, wie ROBERT ganz richtig bemerkt, eine sehr eingehende minutiöse Untersuchung, bevor man an eine Erklärung ihrer phylogenetischen Bedeutung schreiten kann.

Betreffend die physiologische Bedeutung des Einsinkens des



Textfig. 7.

Optischer Querschnitt eines Stadiums mit 31—40 zelligem Kreuz. Schematisch.

Kreuzcentrums bei *Physa* bin ich zur Einsicht gelangt, daß sie auf Ernährungs- bzw. Differenzierungsvorgängen beruhen dürfte, wofür in erster Linie ihr unmittelbarer Kontakt mit den Entodermelementen zu sprechen scheint (Textfig. 7).

### 7. Geschichte des zweiten Quartetts.

Die Entwicklung dieses Quartetts ist bereits bei der Darstellung des Furchungsprozesses bis zu einer Phase abgehandelt worden, wo es aus 41 Zellen und der ganze Keim aus 123 Zellen zusammengesetzt ist. Die einzelnen Quadranten haben dazumal folgende Zellreihen aufzuweisen:

$2a^{1.1}$	$2b^{1.1}$	$2c^{1.1}$	$2d^{1.1}$
$2a^{1.2.1.1}$	$2b^{1.2.1}$	$2c^{1.2.1.1}$	$2d^{1.2.1.1}$
$2a^{1.2.1.2}$	—	$2c^{1.2.1.2}$	$2d^{1.2.1.2}$
$2a^{1.2.2.1}$	$2b^{1.2.2}$	$2c^{1.2.2.1}$	$2d^{1.2.2.1}$
$2a^{1.2.2.2}$	—	$2c^{1.2.2.2}$	$2d^{1.2.2.2}$
$2a^{2.1.1.1}$	$2b^{2.1.1}$	$2c^{2.1.1.1}$	$2d^{2.1.1.1}$
$2a^{2.1.1.2}$	—	$2c^{2.1.1.2}$	$2d^{2.1.1.2}$
$2a^{2.1.2.1}$	$2b^{2.1.2}$	$2c^{2.1.2.1}$	$2d^{2.1.2.1}$
$2a^{2.1.2.2}$	—	$2c^{2.1.2.2}$	$2d^{2.1.2.2.1}$
—	—	—	$2d^{2.1.2.2.2}$
$2a^{2.2.1}$	$2b^{2.2.1}$	$2c^{2.2.1}$	$2d^{2.2.1}$
$2a^{2.2.2}$	$2b^{2.2.2}$	$2c^{2.2.2}$	$2d^{2.2.2}$
<hr/>			
$11a$	$+$	$7b$	$+$
$11c$	$+$	$12d$	$= 41$

Man ersieht aus der obigen Tabelle, daß der hintere Quadrant *d* den übrigen in der Teilung vorausgeeilt, wogegen der vordere Quadrant *b* zurückgeblieben ist. Dies deutet auf ihre ganz verschiedene Rolle beim Aufbau des Keimes hin. Der erstere hat die Hauptmasse des ectodermalen Materials zu liefern, während der letztere bloß an der Ausbildung eines larvalen Organs, d. i. des Velums sich zu beteiligen hat.

Von den 41 oben aufgezählten Zellen haben  $2a^{1.1}$ — $2d^{1.1}$ , die wir bereits als Tipzzellen kennen gelernt haben, ihre Geschichte mit der Geburt abgeschlossen, denn sie unterliegen bei *Physa* keinen weiteren Teilungen<sup>1</sup>, sondern vergrößern sich, wie wir es bereits wissen, sehr bedeutend während der Ausbildung der Kopfblase und drei derselben: *a*, *c*, *d* gehen in die letztere ein, während die vierte

<sup>1</sup> Es wurde zwar eine äquale, bilaterale Teilung von  $2b^{1.1}$  dreimal beobachtet, sie scheint jedoch nur ausnahmsweise vorzukommen.

*b* zu einem Bestandteile des Prototrochs wird (Fig. 72—74). Hiermit haben sie ihr Endschiedsal erreicht. Die korrespondierenden Zellen am vegetativen Pole  $2a^{2.2}-2d^{2.2}$  bilden bekanntlich den Abschluß der mittleren Zellreihe entsprechender Quadranten, lehnen sich am vegetativen Pole unmittelbar an das Entoderm an und gewinnen dadurch an Wichtigkeit, daß die Descendenten dreier von ihnen:  $2a^{2.2}-2c^{2.2}$  bei Einstülpung der Entodermplatte an die Lippenränder des Gastrulamundes zu stehen kommen und in einzelnen Fällen das Stomodäum mitbilden helfen. Daher ihr Name »Stomatoblasten«. Wenigstens hat sie CONKLIN und HOLMES unter dieser Bezeichnung angeführt und mit den oberen Descendenten derselben Mutterzellen, d. i. mit  $2a^{2.1}-2c^{2.1}$ , die WILSON als Stomatoblasten bei Anneliden betrachtet, homologisiert. Sie entstehen bei *Physa*, *Planorbis*, *Umbrella*, *Crepidula*, *Limax*, *Ciona*, *Ischnochiton* und *Unio* in der Weise aus ihren Stammzellen, daß die letzteren in eine obere und eine untere Tochterzelle zerfallen, während bei Anneliden diese Teilung transversal verläuft. Unter den genannten Molluskengattungen wurde die weitere Teilung von  $2a^{2.2}-2c^{2.2}$  bloß bei *Ischnochiton*, *Planorbis*, *Trochus*, *Unio* und *Physa* beobachtet. Bei letzterer und bei *Planorbis* zerfällt jede von ihnen in eine kleinere untere an die Entodermplatte unmittelbar anstoßende ( $2a^{2.2.2}-2c^{2.2.2}$ ) und eine verhältnismäßig sehr große obere Tochterzelle ( $2a^{2.2.1}-2c^{2.2.1}$ ), welche im weiteren Umkreise zwischen den Zellen des dritten Quartetts sich ausspannen (Fig. 46 u. f.). Die weiteren Schicksale der oberen Descendenten konnten bis zur nächsten Teilung derselben mit aller Genauigkeit verfolgt werden. Sie teilen sich nämlich alle äqual und bilateral, ihre Descendenten verbleiben lange Zeit hindurch nebeneinander und können auf sehr vorgerückten Stadien noch leicht wieder erkannt werden; *b* macht in der Teilung den Anfang, ihr folgen erst bedeutend später *a* und *c* (Fig. 60, 62, 64, 69). Das Schicksal der unteren Descendenten ist für *a* und *c* schwierig zu erforschen, denn sie bleiben bis zum Beginn der Einstülpung ungeteilt, ziehen sich bedeutend in die Länge, ihr Kern wird chromatinreicher, schließlich teilen sie sich (Fig. 70), und gelangen unter den Umbiegungsrand der Blastoporuslippen. Ihre Endschiedsle werden bei der Gastrulation besprochen. Für  $2b^{2.2.2}$  ist die Teilung ebenfalls unzweifelhaft und sehr leicht festzustellen gewesen, weil sie viel früher als diejenige von *a* und *c* erfolgt und zwar in radialer Richtung (Fig. 60).

Die Descendenten der mit den besprochenen gleichnamigen

Zelle  $2d^{2,2}$ , über deren Teilung bereits an anderer Stelle berichtet wurde, verhalten sich insofern anders als diejenigen von  $2a^{2,2}$ — $2c^{2,2}$ , als die untere derselben ( $2d^{2,2}$ ) nur zeitweise mit der Entodermis im Kontakt bleibt und zwar mit der Makromere  $4D$ , jedoch infolge der Vergrößerung und Vermehrung der beiderseitigen Nachbarzellen des dritten Quartetts  $3c^{2,2}$  und  $3d^{2,2}$  mehr und mehr seitlich zusammengedrückt und schließlich ganz nach außen zurückgedrängt wird (Fig. 65, 67, 70) — ein deshalb charakteristisches Verhalten, weil es nach HOLMES in derselben Weise bei *Planorbis* wiederkehrt. Sie verbleibt noch lange ungeteilt zwischen den Zellen des dritten Quartetts der Quadranten  $c$  und  $d$ , sogar bis zur Einstülpung des Entoderms.

Wir haben uns bei Betrachtung der Schicksale der Descendenten von  $2a^{2,2}$ — $2d^{2,2}$  länger aufgehalten, weil sie in vergleichend embryologischer Beziehung wichtig sind. Nun schreiten wir zur Darstellung der weiteren Veränderungen im vorderen Quadranten  $b$ , dessen vier Hauptzellen  $2b^{1,2,1}$ ,  $2b^{1,2,2}$  und  $2b^{2,1,1}$ ,  $2b^{2,1,2}$ , so viel an unsern Präparaten festgestellt werden konnte, bis zu einem Stadium von ungefähr 120 Zellen in Ruhe verharren. Bei *Planorbis* unterliegen sie nach HOLMES überhaupt keiner weiteren Teilung, sondern vergrößern sich vor der Ausbildung des Prototrochs, ziehen sich in die Quere und nehmen schließlich an der Zusammensetzung desselben wesentlichen Anteil. Der Quadrant  $b$  zeichnet sich an späteren Stadien infolgedessen durch seine im Verhältnisse zur bedeutenden Breite geringe Kürze aus, was HOLMES der Verschiebung des apicalen Poles nach vorn zuschreibt und in letzterer auch die Ursache des Ausbleibens der Furchung dieser vier Zellen erblickt, wobei er jedoch auch ihre Schicksale mitspielen läßt. Die Verschiebung des apicalen Poles nach vorn, welcher diejenige des vorderen Kreuzarmes folgt, scheint allerdings einen hemmenden Einfluß auf die Entwicklung in die Länge des im Wege stehenden Quadranten  $b$  auszuüben, zumal er auch gegen die vegetative Hälfte hin keine günstigen Bedingungen für eine unbehinderte Entwicklung findet. Jedoch würden diese Erklärungen keineswegs zur Beantwortung der Frage ausreichen: warum sich die Zellen dieses Quadranten nicht in querer Richtung teilen, sobald in derselben kein Druck hemmend entgegenwirkt?

Die Verhältnisse bei *Physa* und zum Teil auch bei *Planorbis* sprechen gegen die Erklärungsweise HOLMES'. Was erstlich die »forward rotation of the apical pole« betrifft, so erklärt sie keineswegs, warum der Quadrant  $b$  (zweites Quartett) in denjenigen Phasen ungeteilt verharret, wo noch keine Vorwärtsverschiebung des apicalen

Poles und folglich auch gar kein Druck existiert. Ferner stellt sich bei *Physa* heraus, daß nicht nur sämtliche vier in Rede stehenden Zellen eine und zwar äquale Teilung erfahren, sondern daß sich die Descendenten späterhin von neuem teilen.

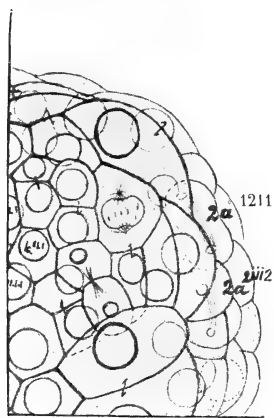
Die Teilung von  $2b^{1.2.1}$  und  $2b^{2.1.1}$  findet zu verschiedenen Zeiten statt, manchmal recht früh, an etwa 130-zelligem Stadium, bei 25 Zellen in der Kreuzfigur, zumeist aber bedeutend später (Fig. 67, 68). Charakteristisch ist der Umstand, daß die sich teilenden Zellen vorher ihre ursprüngliche Lage aufgeben und nach den Seiten auseinanderweichen, so daß die Tipzelle  $2b^{1.1}$  in unmittelbare Berührung mit dem vegetativen Schwesterpaare  $2b^{1.2.2}$  und  $2b^{2.1.2}$  gelangt. Der Vorgang ist aus der Fig. 67 ohne weiteres ersichtlich. Die Tochterzellen kommen in demselben Niveau nebeneinander zu stehen. Die Teilung von  $2b^{1.2.2}$  und  $2b^{2.1.2}$  erfolgt zu einer Zeit, als sich sowohl in der Entodermplatte als auch im Kreuze mindestens je 30 Zellen befinden (Fig. 60, 62). Hier verbleiben die Mutterzellen im gegenseitigen Kontakt in der Medianebene, die abgeschnürten Tochterzellen rücken mehr nach unten und liegen in den Ecken zwischen der inzwischen geteilten Zelle  $2b^{2.2.1}$  und den Zellen des dritten Quartetts von *a* und *b*. Beiden Teilungen ist das Eine gemeinsam, daß sie bei äqualer Zelldurchschnürung mehr in die Breite gehen, wie wir das für den Vorderarm des Kreuzes kennen gelernt haben. Allenfalls ist hierbei ein Einfluß der besagten Verschiebung der oberen Partie des Keimes nach vorn mit im Spiele, die Teilung selbst ist aber von demselben unabhängig. Somit könnte man nur den zweiten von HOLMES vermuteten Grund des Ausbleibens der Teilung der obengenannten vier Zellen bei *Planorbis* (falls kein Beobachtungsfehler vorliegt) als plausibel gelten lassen, daß nämlich im gewissen Grade auch ihre Schicksale dasselbe bedingen und erklären. Da aber ihre Schicksale für *Physa* dieselben sind, d. i. die Beteiligung an der Bildung des Velums, und dennoch eine Teilung stattfindet, so ist es höchstwahrscheinlich, daß sie auch bei *Planorbis* stattfindet.

Bezüglich dieser Teilungen wäre noch zu bemerken, daß die beiderseitigen Zellen sich nicht immer gleichzeitig teilen, sondern öfters eine von ihnen bereits geteilt ist, während sich der Kern der andern noch im Ruhestadium befindet.

In den korrespondierenden Zellen der seitlichen Quadranten *A* und *C* findet die Teilung von  $2a^{2.1.1}$ ,  $2a^{2.1.2}$  und  $2c^{2.1.1}$ ,  $2c^{1.2.1}$  zu recht verschiedener Zeit statt, häufig zugleich mit den Teilungen im

Quadranten *B*. Es konnte an mehreren Präparaten festgestellt werden, daß sie bald schon am Stadium mit 19 Zellen, bald erst mit 23 Zellen im Kreuze erfolgt.

Die betreffenden Descendenten der soeben besprochenen Teilungen gruppieren sich halbmondförmig um die Tipzellen. Die Zelle  $2a^{1.1}$  wird von außen von  $2a^{1.2.1.1.2}$ ,  $2a^{1.2.1.1.1}$ ,  $2a^{2.1.1.1.2}$  und  $2a^{2.1.1.1.1}$ , die Zelle  $2c^{1.1}$  von  $2c^{2.1.1.1.1}$ ,  $2c^{2.1.1.1.2}$ ,  $2c^{1.2.1.1.1}$  und  $2c^{1.2.1.1.2}$  umgürtet. Diese Zellen werden etwa bei 38 Zellen im Kreuze gebildet, aber niemals zu gleicher Zeit. Die Art und Weise, in welcher die Teilungen in allen drei Zellen vor sich gehen, ist am besten aus der nebenstehenden Textfigur 8 zu entnehmen, wo sich eben die vordere rechte Zelle



Textfig. 8.

Ausschnitt aus einer Figur mit 40-zelligem Kreuze.

$2a^{1.2.1.1}$  zerschnürt. Die Teilung der hinteren benachbarten Zelle  $2a^{1.1.2.1}$  zeigt Fig. 59 am Stadium von 180 Zellen und 31-zelligem Kreuze. Die vordere Mutterzelle an der linken Seite  $2c^{2.1.1.1}$  teilt sich in ähnlicher Weise wie die rechte subäqual am 170-zelligen Stadium (Fig. 63). Die Teilung von  $2c^{1.2.1.1}$  erfolgt zugleich mit  $2a^{2.1.1.1}$  am ungefähr 180-zelligen Stadium.

Durch weitere Teilungen wird der erwähnte vierzellige Halbmond der seitlichen Tipzellen achtegliedrig. Genau wurde noch die Teilung der mittleren Zellen  $2a^{1.2.1.1.1}$  und  $2a^{2.1.1.1.2}$  verfolgt, ferner von  $2c^{2.1.1.1.2}$  und  $2c^{1.2.1.1.1}$ , welche bei 35 Zellen im Kreuz stattfindet.

Im gleichen Schritt mit den aufgezählten Zellen teilen sich auch die benachbarten Descendenten der Zellen  $2a^{1.2.2}$ ,  $2a^{2.1.2}$  und  $2c^{2.1.2}$ ,  $2c^{1.2.2}$ . Die Zelle  $2a^{1.2.2.1}$  teilt sich bei etwa 35 Zellen im Kreuze; das Zellenpaar  $2a^{2.1.2.1}$  und  $2a^{2.1.2.2}$ , sowie die Zelle  $2c^{1.2.2.1}$  teilen sich bei 38 Zellen im Kreuze (Fig. 65). Die an  $2c^{2.1.2}$  angrenzende Zelle  $2c^{1.2.2.2}$  teilt sich desgleichen äqual bei 27 Zellen im Kreuze, es wurde ferner auch noch die Teilung von  $2c^{1.2.2.1}$  und  $2c^{1.2.1.2}$  festgestellt. Diese und ihnen entsprechenden Teilungen beginnen erst zu jener Zeit, wo die Basalteile der Seitenarme des Kreuzes durch neue Zellaufteilungen 3–4zellig zu werden beginnen.

Indem wir uns den Teilungsvorgängen im hinteren Quadranten *D* zuwenden, müssen wir bemerken, daß zwar mehrere Teilungen in demselben an späteren Stadien zur Beobachtung gelangten, jedoch



konnte nur für wenige die Descendenz sicher ermittelt werden, da bei gleichzeitiger, rascher Teilung in den Quadranten *C* und *D* im dritten Quartette öfters Verschiebungen stattfinden, welche die Orientierung stören. Die festgestellte Descendenz an einzelnen Zellen wurde in den Figuren 56—70 ersichtlich gemacht und in unsre genealogische Tabelle (s. hinter S. 576) aufgenommen.

Wie aus der letzteren ersichtlich ist, wurden im ganzen vom zweiten Quartette 77 Descendenten genetisch verfolgt. Die Unterschiede in der Zellvermehrung in den einzelnen Quadranten können am leichtesten an dieser Tabelle überblickt werden. Sie zeigt, daß der Quadrant *A* aus 20, *B* aus 15, *C* aus 23 und *D* aus 19 Zellen besteht, daß also die Entwicklung in allen vier Quadranten ziemlich gleichmäßig abgelaufen ist. Der geringe Unterschied zwischen den beiden seitlichen Quadranten *A* und *C* hat für die Symmetrie des Keimes keine Bedeutung, dagegen zeigt die schwache Descendenz von *2b*, welche am Stadium von etwa 180 Zellen oft kaum 10 Zellen beträgt, daß dieser Quadrant nur eine untergeordnete Rolle im Aufbau des Keimes spielt. In der Tat geht aus seinen Abkömmlingen ein Teil des Velums und der Wandungen des Oesophagus hervor, während die Quadranten *A*, *C* und *D*, insbesondere aber der letztere, die Hauptmasse des somatischen Epithels liefern.

Sehr charakteristisch für die Mutterzellen aller vier Quadranten ist die Erzeugung von kleineren Descendenten bei ihrer ersten Teilung, welche sich während der ganzen Entwicklung passiv verhalten. Es sind nämlich die Tipzellen, deren Verhalten und Endschieksale bereits oben besprochen wurden. Ein ähnliches Verhalten zeigen auch die unteren Descendenten von  $2a^{2 \cdot 2 \cdot 1}$  und  $2c^{2 \cdot 2 \cdot 1}$ , welche bis zum Beginn des Verschlusses des Blastoporus ungeteilt bleiben.

### 8. Geschichte des dritten Quartetts.

Die exakte Erforschung der Entwicklung des dritten Quartetts, womöglich bis in die spätesten Phasen, hielt ich für eine sehr wichtige und dankbare Aufgabe. Es handelt sich nämlich hierbei nicht nur um sichere Anhaltspunkte für vergleichende Betrachtungen über das aus diesem Quartette entspringende »sekundäre Mesoderm«, sondern auch über seinen vermutlichen Anteil an der Konstituierung der Entodermanlage und der ektodermalen Organe. Übrigens bin ich außerdem betreffs des sekundären Mesoderms speziell bei *Physa* eine Erweiterung und ausführlichere Begründung derjenigen Angaben schuldig gewesen, die ich in der vorläufigen Mitteilung vom Jahre 1897 über

dessen Ursprung aus dem dritten Quartette veröffentlicht habe. Es ist mir gelungen, die Descendenz bis zu 57 Zellen zu führen, also bis zu dieser verhältnismäßig hohen Zellenzahl eine sichere Basis für vergleichende Studien zu schaffen.

Über den Gang der Entwicklung des in Rede stehenden Quartetts von seiner Anlage an bis zu einer Phase, wo es bereits 30 Zellen zählt, d. i. bis zu demjenigen Stadium, wo der ganze Keim aus 123 Zellen aufgebaut ist, haben wir bereits oben eingehend berichtet und wollen an dieser Stelle bloß an die Hauptpunkte erinnern. Wie aus der Übersicht der Furchung S. 551 ersichtlich ist, entstehen am Stadium von 28—33 Zellen aus  $3a$ — $3d$  vier neue Zellen durch eine radiale und inäquale Teilung, welche uns hier insofern interessiert, als sie bei typischer Furchung discordant verläuft, so zwar, daß an der vegetativen Eihälfte zwei große vordere Zellen zwei kleinen hinteren entsprechen (Taf. XIX, Fig. 22—27) und an der animalen gerade das Gegenteil stattfindet (Taf. XIX, Fig. 21, 24), ferner, daß die Furchungsrichtung beider Paare ebenfalls entgegengesetzt ist. In diesem Teilungsmodus sind bereits die Bedingungen für den Unterschied in der weiteren Entwicklung der beiden Quadrantenpaare und somit auch des ganzen Keimes gegeben und die Rolle einzelner Glieder derselben vorgezeichnet. Aus den zwei großen vorderen Descendenten  $3a^2$ ,  $3b^2$  soll sich nämlich das sekundäre Mesoderm in der Folge entwickeln, sie haben somit noch mehrere Teilungen durchzumachen, bis sie schließlich als reine Mesodermzellen in die Furchungshöhle ihre weiteren Schicksale übertragen. Dagegen verbleiben ihre kleineren, den beiden hinteren Quadranten angehörigen Altersgenossen  $3c^2$ ,  $3d^2$  bis in sehr vorgerückte Entwicklungsstadien des Keimes in Ruhe, um endlich drei Paare von Nachkommen zu erzeugen. Ähnlich verhält es sich mit den vier Zellen der oberen Etage. Die zwei vorderen kleineren machen verhältnismäßig wenige Teilungen, und diese erst ziemlich spät, durch; ihre Descendenten spielen eine untergeordnete Rolle am Aufbau des Keimes, wogegen die größeren hinteren Zellen  $3c^1$  und  $3d^1$  ihrer späteren Rolle entsprechend mehrere Differenzierungsteilungen durchmachen.

Sehr charakteristisch für die nächstfolgenden Entwicklungsphasen des dritten Quartetts ist das frühe Auftreten der bilateralen Teilung in allen seinen Gliedern, ausgenommen zwei, d. i.  $3c^2$  und  $3d^2$ , in welchen sie, wie erwähnt, erst viel später vor sich geht. Es sind wieder die korrespondierenden größeren, aber in verschiedenen Etagen liegenden Zellen, nämlich  $3a^2$ ,  $3b^2$ ,  $3c^1$ ,  $3d^1$ , die sich fast

gleichzeitig äqual und bilateral teilen; die beiden vorderen liefern die beiderseitigen paarigen Anlagen des sekundären Mesoderms, die beiden hinteren hauptsächlich das Material für die somatische Ectodermplatte. Die vier Mesodermanlagen  $3a^{2.1}$ ,  $3a^{2.2}$ ,  $3b^{2.1}$ ,  $3b^{2.2}$  lehnen sich dem Entoderm von den Seiten unmittelbar an, dessen vordere Begrenzung durch eine Zelle des zweiten Quartetts  $2b^{2.2}$  bewerkstelligt wird. Die hinteren ectodermalen Glieder stehen über den unpaaren Schwesterzellen  $3c^2$ ,  $3d^2$ , welche sich wieder an das Mesoderm und Entoderm anlehnen (Fig. 33).

Recht bald und ohne längere Vorbereitung folgt die bilaterale Teilung der beiden vorderen kleineren Zellen  $3a^1$ ,  $3b^1$  (Fig. 36); ihre kleinen Descendenten  $3a^{1.1}$ ,  $3a^{1.2}$ ,  $3b^{1.1}$ ,  $3b^{1.2}$  haben ein helles Plasma und kleine Kerne und lehnen sich oben an die entsprechenden Trochoblasten, unten an die entsprechenden Mesodermzellen an. Nach dieser Teilung bestehen die vorderen Quadranten aus je zwei Paaren, die beiden hinteren dagegen aus je drei Zellen, das ganze Quartett also aus 14 Zellen. Während die letztgenannte Teilung noch im Gange ist, bereiten sich schon die vier Mesodermanlagen zur neuen Teilung vor, welche aber diesmal schief gegen die vorhergegangene, bilaterale ausgeführt wird. Unsere Fig. 36 und 40 zeigen ihre Richtung und ihren Ausgang so genau, daß eine nähere Beschreibung überflüssig ist. Die kleinen im Absatze »Furchung« als zwerghafte Zellen bezeichneten Descendenten werden mit Chromatin reich ausgestattet und der nunmehr aus zehn Zellen bestehenden Entodermplatte zugefügt, mit der sie von nun an unzertrennlich verbunden bleiben. Nach vollzogener Teilung senden die Mesodermanlagen lange Fortsätze gegen die Furchungshöhle aus, mittels deren sie sich mit dem Entoderm für kurze Zeit in innigen Kontakt setzen.

Die hinteren paarigen Zellen  $3c^{1.1}$ ,  $3c^{1.2}$  und  $3d^{1.1}$ ,  $3d^{1.2}$  (Fig. 33), welche bisher mit den vorderen im Furchungsgange gleichen Schritt hielten, tun dies auch jetzt; sie schnüren nämlich, wie aus den Fig. 40—42 ersichtlich ist, ebenfalls gegen den vegetativen Pol zu zwerghafte und verhältnismäßig ziemlich chromatinreiche Zellchen ab und schwellen im Laufe dieses Vorganges ebenso wie die Mesodermanlagen vor dem Abschnüren ihrer kleinen Zellen mächtig an, was auf wichtige, innere, mit diesem Vorgange verbundene Prozesse hindeuten scheint. Vergleicht man die Art der Zusammensetzung des dritten Quartetts in dieser Entwicklungsphase bei *Physa* und *Planorbis* (HOLMES), — bei letzterer Gattung mit Zuhilfenahme der Fig. 24, so fällt die überraschende Übereinstimmung im Erfolg der

bisherigen Teilungen sofort auf. Indem wir an dieser Stelle diese Tatsache mit Nachdruck hervorheben und sie erst später für unsre Homologieschlüsse ausnutzen wollen, fügen wir gleich hinzu, daß in der Weiterentwicklung des Mesoderms bei den erwähnten zwei Gattungen von nun an namhafte Differenzen auftreten, welche wir weiter unten eingehend besprechen.

Wir schreiten nun zur weiteren Übersicht der Zellenvermehrung im dritten Quartette bei *Physa*. Kaum, daß die soeben erwähnten zwerghaften Zellen seitens der hinteren zwei Makromerenpaare abgeschnürt worden sind, bereiten sich schon die beiden vorderen Paare  $3a^{2 \cdot 1 \cdot 1}$ ,  $3b^{2 \cdot 1 \cdot 1}$  und  $3a^{2 \cdot 2 \cdot 1}$ ,  $3b^{2 \cdot 2 \cdot 1}$  zur Abschnürung von zwei neuen, diesmal etwas größeren Mikromerenpaaren, die aber erst im Stadium von über 112 Zellen ganz vollzogen wird (Fig. 38, 46, 48). Diese zwei neuen Paare schließen sich den vorher erzeugten und an das Entoderm angefügten unmittelbar an. Die in hohem Grade inäquale und in kurzen Intervallen sich zweimal wiederholende Teilung der vier Mesodermanlagen deutet unsrer Ansicht nach auf einen recht erfolgreichen Differenzierungsprozeß hin. Es mag nebenbei erwähnt werden, daß zu gleicher Zeit das bisher durch ein einziges Zellenpaar repräsentierte Urmesoderm sich ebenfalls geteilt hat und somit eine vollkommene Harmonie in der Anlage der vorderen und hinteren Mesodermstreifen besteht. Jede von ihnen setzt sich aus je vier Makromeren zusammen, nur besitzt das Urmesoderm um ein Mikromerenpaar mehr, welches zwar nach dem Vorbilde des vom sekundären Mesoderm abgeschnürten ersten Paares von Zwergzellen entstanden ist und ebenfalls der Entodermis Scheibe angefügt wurde, ja sogar noch jetzt nicht ganz in die Furchungshöhle versunken ist, jedoch später in dieselbe vollständig versinkt, was mit den entsprechenden Zwergzellen des sekundären Mesoderms nicht der Fall ist. Werfen wir, bevor wir weiter gehen, noch einen raschen Blick auf die Zusammensetzung des dritten Quartetts etwa auf dem Stadium von 116—123 Zellen, so sehen wir, daß jeder vordere Quadrant aus je acht Zellen und jeder hintere aus je sechs bzw. sieben Zellen besteht, je nachdem sich bloß eine oder beide Makromeren zum zweiten Male geteilt haben. Im letzteren Falle beträgt die Gesamtzahl seiner Komponenten 30, d. i. diejenige Ziffer, zu der wir die Geschichte dieses Quartetts in der allgemeinen Darstellung des Furchungsganges bereits geführt haben.

Unsre weiteren Angaben über die Entwicklung dieses Quartetts müssen naturgemäß in zwei Rubriken zerfallen. In der ersten

wollen wir die weiteren Schicksale der vier Mesodermzellen, welche wir von nun an kurz mit *SM* bezeichnen wollen, behandeln, in der zweiten dagegen die Schicksale der übrigen Zellen. Wir haben die ersteren in dem Augenblicke verlassen, wo sie in die Furchungshöhle zu versinken begonnen haben. Betrachtet man sie in jener Phase im optischen Querschnitt, so sieht man (Fig. 51), daß sie mit ihren dicken Fortsätzen tief in der Furchungshöhle stecken, so daß nur kleine Teile ihrer äußeren Oberflächen hinter den Mikromeren von außen sichtbar sind (vgl. Fig. 57). Sehr bald aber, etwa zwischen dem 124- und 130-zelligen Stadium, treten sie wieder aus der Furchungshöhle mit einem großen Teil ihres Körpers an die Keimoberfläche heraus und dies ist der Zeitpunkt, wo sie die Teilungsspindeln ausbilden<sup>1</sup>. Die Teilung ist fast äqual (Fig. 54), eine von den Tochterzellen wird nach hinten und oben geschoben, die andere schaut, wie vorher die Mutterzelle, aus der Furchungshöhle heraus, alle acht stellen sich nach vollzogener Furchung und nach Übergang in das Ruhestadium so auf, daß sie eine in der Mitte ziemlich breit unterbrochene halbkreisförmige Doppelreihe bilden, wobei die Glieder derselben in schiefer Richtung hintereinander zu stehen kommen. Später wird aus dieser doppelten Reihe bloß eine einfache. Das Nähere ist aus den Fig. 58–66 zu ersehen. Wir wollen nur den Leser darauf aufmerksam machen, daß die beiden Mesodermanlagen, d. i. die vordere und die hintere, jetzt schon einen (mit Ausnahme einer Lücke im vorderen Keimbezirke) geschlossenen Ring bilden. Die neu entstandenen vier Zellen bilden die erste Generation der sekundären Mesodermzellen, welche wir mit *SM*<sup>2</sup> bezeichnen wollen<sup>2</sup>. Die nachfolgende Generation wird erst bedeutend später, etwa auf einem Stadium von etwa 160 Zellen angefangen, erzeugt. Während sich die acht Zellen zur Erzeugung einer neuen Generation vorbereiten, sieht man sie wieder in je zwei Doppelreihen gruppiert (Fig. 66). Der Vorgang der Teilung scheint längere Zeit in Anspruch zu nehmen und ist bei dieser hohen Zellenzahl im Keime schwer im einzelnen zu verfolgen, es kann jedoch als eine feststehende Tatsache angegeben werden, daß die Teilung eine beinahe vollkommen äquale

<sup>1</sup> Das Versinken der Mesodermzellen in die Furchungshöhle und ihr Wiederauftauchen ist vom entwicklungsmechanischen Stande eine sehr interessante Erscheinung, welche nach unserer Ansicht durch den Turgor der Zellen und ihre gegenseitige Pressung nicht erklärt werden kann, sondern als aktiv angesehen werden muß.

<sup>2</sup>  $3a^{21112}$ ,  $3a^{22112}$ ,  $3b^{21112}$  und  $3b^{22112}$ .

ist und, nach vielen Figuren zu schließen, nicht synchron vor sich geht, so daß man Stadien mit 10, 12, 14, 16 Zellen findet, wo bald diese, bald jene, bald auf der rechten, bald auf der linken Seite geteilt ist (Fig. 66, 82).

Nachdem nun das sekundäre Mesoderm sich bis auf 16 Zellen vermehrt hat, hat auch der Keim eine hohe Entwicklungsstufe erreicht. Das erste Quartett zählt jetzt über 40, das zweite beiläufig 60, das dritte etwa 50 Zellen usw. Es braucht somit kaum erörtert zu werden, wie schwer sich die weitere Verfolgung der Schicksale des sekundären Mesoderms bei einer so hohen Zellenzahl gestalten muß. Mich hat die weitere Descendenz deshalb interessiert, weil ich, aus den Verhältnissen bei *Unio* schließend, in dem sekundären Mesoderm eine innige Beziehung zu einem larvalen Organe, d. i. zu der Urniere, zu finden hoffte. Diese Frage wollen wir im Kapitel »Urniere« näher besprechen. Hier mag in bezug auf die weitere Produktion von Descendenten des sekundären Mesoderms über 16 Zellen hinaus nur soviel bemerkt werden, daß in den nächstfolgenden Phasen die äquale Teilung zweifellos noch weiter in allen 16 Zellen vor sich geht, jedoch wieder in einer sehr unregelmäßigen Aufeinanderfolge. In sehr vorgertückten Stadien, namentlich während der Gastrulation, treten auffallend inäquale Teilungen auf, es werden nämlich nach dem Vorbilde der Urmesodermzellen seitens der Zellen des sekundären Mesoderms chromatinreiche Mikromeren erzeugt (Fig. 84), denen wir in den allgemeinen Betrachtungen über das Mesoderm bei *Physa* noch einige Worte widmen wollen.

Wir haben noch die weitere Entwicklung von denjenigen Zellen des dritten Quartetts zu besprechen, welche dem sekundären Mesoderm nicht angehören. Unsre Beobachtungen über ihre Teilungen lassen sich kurz zusammenfassen, denn es wurde nur die Teilung von 13 Zellen derselben sicher festgestellt. Die am hinteren Rande der Entodermplatte liegenden Zellen  $3c^2$  und  $3d^2$ , welche bis zum Stadium von etwa 134 Zellen in Ruhe verharren, teilen sich zweimal stark inäqual; am Gastrulastadium wurde noch eine dritte Teilung beobachtet. Die kleinen Descendenten liegen sodann unmittelbar an die Entodermplatte angeschlossen und nach außen von ihnen die Mikromeren anderer Mutterzellen der Quadranten *c* und *d*. Die Richtung dieser Teilungen, sowie die Größe und Gruppierung der Descendenten ist aus den Fig. 57, 64, 69 ersichtlich.

Die paarigen Zellen in den vorderen Quadranten  $3a^{1.1}$ ,  $3a^{1.2}$ ,  $3b^{1.1}$  und  $3b^{1.2}$  teilen sich vollkommen übereinstimmend radial und

fast äqual auf einem Stadium von beiläufig 150 Zellen (Fig. 57). Ihre unteren Descendenten schließen sich unmittelbar den von den Mesodermanlagen erzeugten Mikromeren an und wachsen später stark in die Quere, was sich auch an ihren Schwesterzellen feststellen läßt (Fig. 67). Ihre weiteren Teilungen erfolgen erst während des Verschlusses des Blastoporus, wenigstens ist eine derselben sicher festgestellt worden (Fig. 71). Von den vier Descendenten der Zellen  $3c^{1.1.1}$ ,  $3d^{1.1.1}$  und  $3c^{1.2.1}$ ,  $3d^{1.2.1}$  beginnen einige ihre weitere Teilung bereits bei 134-zelligem Keime, andre hingegen erst bei 134–150-zelligem und zwar sind es die unteren Paare, an welche zunächst die Reihe kommt. Ihre fast äqualen Descendenten liegen anfangs in demselben Niveau nebeneinander, später werden sie etwas schief verschoben (vgl. Fig. 53, 57, 62).

Nach erreichten 170 Zellen bis zum Stadium von 180 Zellen findet die Teilung der oberen Paare statt, wobei sich keine bestimmte Aufeinanderfolge feststellen läßt (Fig. 63). Man beobachtet nämlich die Teilung oft an jüngeren Stadien, während sie an bedeutend älteren nicht vorkommt.

Die beigegebene Tabelle möge auch hier die genealogischen Beziehungen im dritten Quartett veranschaulichen. In derjenigen Entwicklungsphase, in der wir unsre Darstellung abschließen, etwa bei über 200 Zellen im ganzen Keime, steigt die Zellenzahl in diesem Quartette bis 58. Die Zahl 57 der Tabelle erklärt sich dadurch, daß die mutmaßlichen Descendenten der Zelle  $3d^{1.1.1.2}$ , deren Teilung nicht direkt gesehen werden konnte, nicht mitgezählt worden sind.

Vergleicht man die Tabelle mit den entsprechenden Figuren, so fällt der übereinstimmende Teilungsmodus in den vorderen und hinteren Quadranten sofort auf.

Auf die Abgabe der ersten kleinen Tochterzellen nach entgegengesetzter Richtung folgt nämlich fast synchron eine äquale, bilaterale Teilung aller vier Mutterzellen und auf diese eine stark inäquale, deren Resultat die Bildung von kleinen Zellen ist, welche bis zur Gastrulation ganz untätig verbleiben. Die nächste Teilung ist wieder in allen vier Mutterzellen inäqual, es werden aber diesmal größere Tochterzellen abgeschnürt und wie bei der ersten Teilung in entgegengesetzter Richtung. Auf diese zwei inäqualen folgt abermals eine äquale, ganz übereinstimmende Teilung in allen Mutterzellen.

Bei der weiteren Furchung treten schon Differenzen auf, entsprechend der verschiedenen Rolle, welche die Descendenten beider Quartettenpaare am Ausbau des Keimes zu spielen haben. Diejenigen





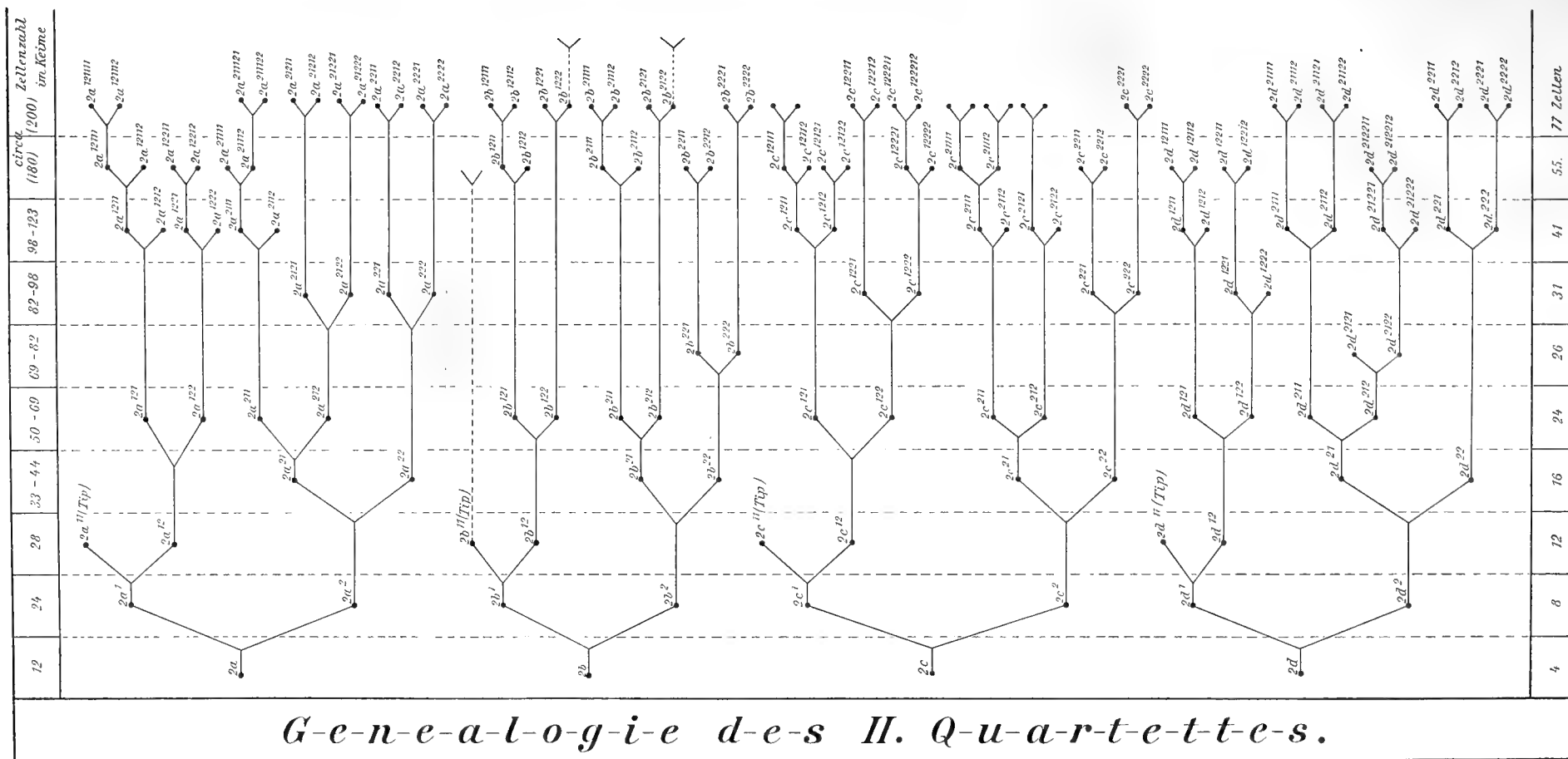
*a-l-o-g-i-e*

4	8	12	16	24	26	31	41	55	77 Zellen
---	---	----	----	----	----	----	----	----	-----------

4	8	12	16	24	26	31	41	55	77 Zellen
---	---	----	----	----	----	----	----	----	-----------

[illegible]







der vorderen bilden bekanntlich hauptsächlich das sekundäre Mesoderm, während diejenigen der beiden hinteren Quadranten nur das Ectoderm liefern.

Die Endschiedsate der kleinen, an die vegetative Keimhälfte abgegebenen Descendenten werden an entsprechenden Stellen besprochen.

### 9. Zahl der Ectomerenquartette.

Bei *Physa* werden nur drei Ectomerenquartette gebildet. Nach den bisherigen Untersuchungen über den Furchungsprozeß der Anneliden und Mollusken kann man die Erzeugung von nur drei Generationen sogenannter Mikromeren oder Ectomeren als ein Furchungsgesetz ansehen. Demselben folgen in vollkommen gleicher Weise die holoblastischen Eier der Anneliden und Mollusken, gleichgültig ob die Furchung äqual oder inäqual, ob das Ei groß oder klein, ob es dotterreich oder dotterarm ist.

Die wenigen Ausnahmen von der allgemeinen Norm sind bereits von CONKLIN ('97) und neulich von ROBERT ('03) eingehend besprochen worden und es geht sowohl aus den theoretischen Ausführungen dieser Forscher, als insbesondere aus einigen Beobachtungen CONKLINS an nächst verwandten Formen unzweifelhaft hervor, daß die betreffenden Angaben sowohl älterer als auch neuerer Forscher entweder auf ungenaue Beobachtung oder unrichtige Deutung zurückzuführen sind. Solange also keine unerschütterlichen Tatsachen dagegen sprechen, dürfen wir die Erzeugung von drei Ectomerenquartetten, nicht mehr und nicht weniger, als eine in der Ontogenie der Anneliden und Mollusken allgemein verbreitete und mit hartnäckiger Konstanz wiederkehrende gesetzmäßige Erscheinung annehmen.

CONKLIN ('97) betrachtet dieselbe mit Recht als die merkwürdigste im ganzen Furchungsprozesse der genannten Tiergruppen und glaubt sie wäre darin begründet, daß jedes der drei Ectomerenquartette »ein Protoblast für bestimmte Körperregionen und Organe der Larve sei«. Nach dieser Auffassung würde auch die relative Größe einzelner Ectomerenquartette bei bestimmten Formen in einer engen Beziehung zur relativen Größe der aus denselben hervorgehenden Körperteile und Organe sowie zur relativen Zeit ihrer Ausbildung stehen.

Dieser Forscher nimmt ferner an, daß mit der Abgabe der dritten Generation von Ectomeren bereits eine definitive Sonderung des Eimaterials in distinkte Keimblätter durchgeführt ist (»but at

this early stage we have two layers, ectoblast and mesentoblast perfectly differentiated« p. 61).

Mit der Auffassung der Ectodermquartette als Organanlagen sind wir vollkommen einverstanden, können aber die definitive Sonderung der Keimblätter auf diesem frühen Entwicklungsstadium aus dem Grunde nicht zugeben, weil bekanntlich die sog. Ectodermgeneration noch an bedeutend späteren, ja sogar sehr späten Stadien mesodermale Elemente, d. i. das sekundäre Mesoderm (Ectomesoblast) liefert, aus welchem nicht ausschließlich larvale sondern auch definitive Organe hervorgehen können und welches z. B. bei *Physa* die Hauptmasse des ganzen Mesenchyms liefert.

Es existiert also auf diesem frühen Stadium von 24 Blastomeren durchaus nicht eine ganz reine Ectomerengeneration im Sinne CONKLINS und anderer Forscher, sondern eine Generation von noch gemischten Elementen, welche erst später abgesondert werden. Wie im Abschnitte über das sekundäre Mesoderm näher erörtert wird, kann sogar die erste Ectomerengeneration nicht als rein ectodermal angesehen werden, da auch aus ihr mesenchymatische Elemente hervorgehen können (*Thalassema*).

Was die Makromeren betrifft hat CONKLIN vollkommen recht, wenn er dieselben nach Abgabe von drei Generationen als reine Entomesoblasten betrachtet, denn sie liefern von nun an keine ectodermalen Elemente mehr, sie sind in der Tat »perfectly differentiated«, wie dies bereits beim 24-zelligen Furchungsstadium näher erörtert wurde.

Wir glauben somit nicht irre zu gehen, wenn wir annehmen, daß die dreimalige Teilung der vier ursprünglichen Makromeren nicht so sehr die Erzeugung des äußeren Keimblattes, als vielmehr die eigne Differenzierung derselben zum Zwecke hat, die wesentlich in der Sonderung des deutoplasmatischen Materials und Konzentrierung desselben in den vier Makromeren besteht. Nach dieser Differenzierung und nach Abgabe des Urmesoderms von *D*, übernehmen die Entodermzellen *A*, *B*, *C* während der ganzen weiteren Furchung die Rolle von Nährzellen, welche sie auch fernerhin während der Konstituierung der Organe beibehalten. Wir fassen somit die typische dreimalige Teilung der vier ursprünglichen Makromeren als eine Differenzierungsteilung auf. Zur Stütze dieser Ansicht möchten wir auf ganz analoge Teilungen der primären und sekundären Mesoblasten hinweisen, bei welchen zunächst ganz kleine, dann etwas größere Descendenten abgeschnürt werden, worauf sich die

Mutterzellen äqual oder subäqual teilen. Die Makromeren *A*, *B*, *C*, *D* erzeugen ebenfalls zunächst das ganz kleine erste Quartett, dann das etwas größere zweite und schließlich teilen sie sich subäqual, wobei das dritte Quartett gebildet wird. Derselbe Teilungsmodus läßt sich außer bei *Physa* noch bei vielen andern Formen feststellen.

Wir hätten somit in der gesetzmäßigen Erzeugung von nur drei Ectomerenquartetten eher eine allgemeine Differenzierungserscheinung zu erblicken, als eine definitive Sonderung der Keimblätter. Der neutrale Charakter der Ectodermgeneration äußert sich nicht nur in der Tatsache, daß aus ihr das sekundäre Mesoderm entspringt, sondern auch darin, daß aus dem Ectoderm bei einigen Formen solche Organanlagen hervorgehen, die sonst vom Meso- oder Entoderm ihren Ursprung nehmen. Wir brauchen nur diesbezüglich auf die Verhältnisse bei *Limax* und *Dreissensia* hinzuweisen, wo der ganze Darm, das Herz, Perikard und die Geschlechtsdrüsen aus dem Ectoderm abgeleitet werden.

### 10. Geschichte des Entoderms.

Die Entwicklung des Entoderms beginnt erst mit dem Stadium von 28—29 Zellen, auf welchem die definitive Sonderung des mesoblastischen Materials vom entoblastischen stattfindet. Es teilt sich nämlich die hintere Makromere 3*D* auffallend inäqual, wobei in die verhältnismäßig sehr große Tochterzelle 4*d* das mesodermale, dagegen in die verhältnismäßig sehr kleine Mutterzelle 4*D* das entodermale Material übergeführt wird.

Nach dieser Differenzierungsteilung besteht die Entodermanlage aus vier Makromeren von ungleicher Größe und ungleichem Alter, nämlich aus 4*D* und 3*A*—3*C*, aus denen sich das ganze Entoderm entwickelt. An seiner Erzeugung nimmt die kleinste von den Makromeren 4*D* den geringsten Anteil, da sie sich während der regsten Teilung der drei übrigen ganz passiv verhält und erst nach vollkommener Ausbildung der Entodermplatte, oft erst beim Beginn ihrer Einstülpung sich zum ersten Male teilt. Es beschränkt sich somit die Geschichte des Entoderms auf die Darstellung der Furchungsvorgänge in den drei Quadranten *A*, *B*, *C*, in welchen sie vollkommen harmonisch verlaufen, weswegen wir in der genealogischen Tafel (S. 582) bloß einen von ihnen (*A*) berücksichtigt haben, nebst dem noch die zwei Teilungen von 4*D*.

Der nächste Schritt in der Entwicklung der genannten drei Makromeren wird erst auf dem Stadium von 41—44 Zellen gemacht.

Ihre Teilung wird durch kolossale Vergrößerung ihrer Kerne und ein starkes Hervorquellen der Zellen selbst eingeleitet und erfolgt ganz nach dem Vorbilde der Teilung von 3D, d. i. es werden in läotroper Richtung drei kleine Makromeren 4A–4C nach dem vegetativen Pole abgegeben, während die großen sogenannten Mikromeren 4a–4c hinter die entsprechenden Makromeren gegen die Peripherie zu liegen kommen. Aus den drei neuen Makromeren und der zuvor gebildeten 4D entsteht die Polrosette, in welcher 4B und 4D unter Bildung einer Polarfurche im Centrum zusammenstoßen. Die Polrosette besteht nun aus kleineren und verhältnismäßig wenig Dotter enthaltenden Zellen, deren Konturen oft sehr schwer zu sehen sind, da sie an der Oberfläche abgeplattet sind und mit der Hauptmasse ihres Körpers in der Furchungshöhle stecken.

Während die letzte Teilung noch vollkommen nach dem spiralen Typus abläuft, kommt bei allen nachfolgenden der radiale immer deutlicher zum Ausdruck, namentlich sind es die median gelegenen Zellen, deren Teilung vollkommen bilateral ist. In den drei Zellen des vierten Quartetts folgen vor der Einstülpung der Entodermplatte drei Teilungen aufeinander, durch welche diese Zellen in 6, 12, 24 Descendenten zerlegt werden und um die Polrosette schließlich zwei Zellenkränze bilden. Das Charakteristische dieser Teilungen besteht darin, daß ihre Richtungen alternieren und daß sie ganz oder beinahe ganz äqual sind. Während der Ausbildung der Furchungsbilder bemerkt man zwar in den schief gegen die Medianebene und nach oben gerichteten Achsen der Spindeln eine Tendenz zur spiralen Teilung, namentlich in den seitlich liegenden Zellen, jedoch stellen sich die Schwesterzellen nach vollzogener Durchschnürung stets in dieselbe Ebene, bald hinter- bald nebeneinander. Nach jeder Teilung schicken die neu entstandenen Zellen lange Fortsätze in die Furchungshöhle aus, welche vor der Ausbildung der Spindeln für die nächstfolgende Teilung wieder eingezogen werden, worauf die betreffenden Zellen sich abrunden und über das Niveau der übrigen hervorquellen. Diese Erscheinung beruht auf einer aktiven Bewegung des Cytoplasmas und nicht etwa auf dem Turgor der Zellen, wie es manche Forscher haben wollen<sup>1</sup>.

Was die Teilungsperioden selbst betrifft, so findet die Zerlegung der ersten drei Zellen des vierten Quartetts in sechs auf dem Stadium

<sup>1</sup> CONKLIN beschreibt bei *Orepidula* die oberflächliche Lage der Nuclei der vier Makromeren gerade vor den Ectoblastzellen und ihre Bewegung um den animalen Pol. S. 153.



von etwa 59 Zellen, die zweite in 12 Zellen auf dem Stadium von 81—92, die dritte in 24 auf dem Stadium von etwa 135—150 Zellen statt. Bereits nach der zweiten Teilung hat sich der krasse Gegensatz zwischen den Mikromeren und Makromeren ausgeglichen, die Entodermscheibe besteht jetzt aus kleinen Zellen und hat die Gestalt einer flachen, muschelförmigen Platte mit sechs hinten konvergierenden Zellstrahlen angenommen (Fig. 46, 48, 50).

Auf dem Stadium von 105 Zellen wird das fünfte Quartett bloß aus drei Zellen *5a*—*5c* erzeugt, da *4D* noch immer in Ruhe verharret. Auf die Bildung von *5a*—*5c* folgt erst die Zerlegung der bisher gebildeten 12 Zellen des vierten Quartetts in 24 und zwar erst am Stadium von 135 Zellen, wobei weder eine bestimmte Ordnung noch eine bestimmte Zeitfolge festzustellen ist. Deshalb ist die richtige Bestimmung der 24 Descendenten mitunter mit Schwierigkeiten verbunden.

Betrachtet man ein Stadium, in welchem die Entodermplatte bereits aus 31 Zellen besteht, d. i. aus 24 des vierten Quartetts, drei des fünften und vier Makromeren, zumal ein solches, wo alle diese Zellen in Ruhe sind (Fig. 60), so fällt ihre Gruppierung nach Art von Zuwachsstreifen einer Muschelschale sofort auf. Die 24 Zellen des vierten Quartetts bilden die zwei äußeren Kränze von je sechs Zellpaaren, der innerste Kranz besteht aus den Makromeren *A* und *C* und den drei Zellen des fünften Quartetts, das Centrum nehmen *5B* und *4D* ein.

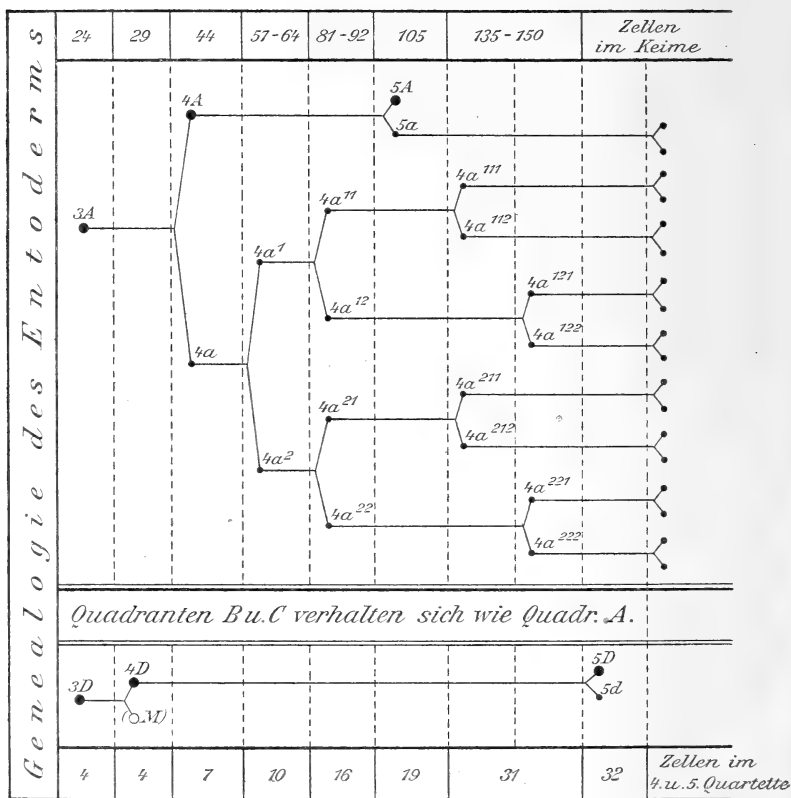
Die weiteren Teilungen, welche über 31 Zellen ausgehen, sind in ihrer Aufeinanderfolge und Descendenz schwer zu verfolgen, da öfters schon bei der genannten Zellenzahl die Entodermplatte sich einzustülpen beginnt. Es konnte aber an genau orientierten Präparaten mit Sicherheit festgestellt werden, daß in vielen Zellen des vierten Quartetts bei Beginn der Einstülpung noch eine vierte Teilung stattfindet, desgleichen, daß auch noch ein sechstes Quartett gebildet wird. Die Teilung der Makromere *4D*, welche sich bis in die spätesten Stadien passiv verhalten hat, erfolgt bald vor Beginn der Einstülpung, bald erst während derselben.

Über diejenigen Zellen des zweiten und dritten Quartetts, welche die Entodermplatte umgrenzen, ist bereits das Wesentlichste in der Geschichte dieser Quartette erörtert worden.

Die Genealogie des Entoderms wird in der umstehenden Tabelle vorgeführt.

Ein Vergleich der Entwicklung des Entoderms bei *Physa* mit demjenigen bei *Planorbis* ergibt eine wahrhaft überraschende Über-

einstimmung, wenn nicht volle Identität des morphogenetischen Prozesses. Nicht nur die Aufeinanderfolge der einzelnen Teilungen in den betreffenden Quartetten, selbst der Zeitpunkt in der allgemeinen Entwicklung des Keimes, bis zu welchem die einzelnen Teilungen vor sich gehen, stimmt wunderbar bei beiden Formen überein. Nicht minder ließen sich in der weiteren histologischen Differenzierung der Entomeren viele identische Züge aufweisen. Was aber besondere



Erwähnung verdient, wäre, daß der Vorgang der Einstülpung bei beiden Gattungen vollkommen derselbe ist, worauf wir noch an entsprechender Stelle zurückkommen wollen. Anders scheint sich die Sache bei *Crepidula* zu verhalten, deren Eier mit einem sehr reichlichen Dotter ausgestattet sind. Während nämlich bei *Physa* und *Planorbis* bei Bildung des vierten Quartetts fast der ganze Dottervorrat aus den Makromeren in die Zellen dieses Quartetts übertragen wird und die kleinen, am Pole verbleibenden Mutterzellen, fast dotterfrei

sind, findet bei *Crepidula* gerade das Gegenteil statt, da bei ihr die Zellen des vierten Quartetts nach der Peripherie abgeschnürt werden und dabei klein und dotterarm sind, während die Makromeren am Pole verbleiben und den ganzen Dotter in sich aufspeichern. Wenn man also ausschließlich die Größe und den Dottergehalt der entsprechenden Quartette in Betracht nehmen wollte, so würde man die Makromeren bei *Physa* und *Planorbis* anstatt den Makromeren den dotterarmen Zellen des vierten Quartetts bei *Crepidula* gleichstellen. Erstere gleichen den letzteren auch in bezug auf den weiteren Furchungsgang, weil sie ebenso wie jene nur wenige Teilungen durchmachen. Dagegen müßte man die dotterreichen Zellen des vierten Quartetts bei *Physa* und *Planorbis* den Makromeren bei *Crepidula* gleichstellen, da sie ebenso wie diese die Hauptmasse des entodermalen Zellmaterials liefern. Vergleicht man aber das Endschicksal der Makromeren bei *Physa* und *Planorbis* mit dem Endschicksal des vierten Quartetts bei *Crepidula*, so stellt sich ein prinzipieller Gegensatz heraus. Aus den ersteren wird ein Teil des Urdarmes, aus den letzteren das innere Ende des Stomodäums. Die Homologie dieser Zellen bleibt somit sehr fraglich.

Die Makromeren spielen bei *Crepidula* eine sehr wichtige Rolle in der Entwicklung des Keimes, indem nach CONKLIN die erste erkennbare Ursache der Torsion in der Asymmetrie der Zellen 5C und 5D liegt; es teilt sich nämlich die rechtsliegende Zelle 5C früher und liegt der Dorsalseite näher als 5D, wodurch eine leichte Drehung des hinteren Teils des Embryo verursacht wird, die linke Seite bleibt permanent kürzer als die rechte, was den ersten Anstoß zur Asymmetrie des fertigen Tieres gibt. Bei *Physa* ist die identisch signifierte Zelle infolge ihrer Lage und unbedeutenden Größe nicht geeignet eine nachhaltige Wirkung auf die Gestaltung des Keimes auszuüben.

Bei weitem größer ist die Übereinstimmung mit *Umbrella*, bei welcher einerseits 4D kleiner ist als die übrigen Makromeren und diese kleiner als die Zellen des vierten Quartetts, ebenso wie bei *Physa*. In der Erzeugung des fünften Quartetts treten allerdings bedeutende Unterschiede auf, indem bei *Umbrella* sich zuerst 4D teilt, was bei *Physa* erst beim Beginn der Gastrulation geschieht, ferner indem die Abschnürung aller Zellen des fünften Quartetts nach vorn und hinten erfolgt, welche Teilung HEYMONS als eine bilateral-symmetrische auffaßt, während bei *Physa* diese Teilung in einer zur Medianebene schiefen Richtung erfolgt. Abgesehen von

diesem Unterschiede ist die Entwicklung der Entomeren bei *Physa* und *Umbrella* ganz übereinstimmend. Auch die Schicksale des fünften Quartetts und der Makromeren sind bei beiden Formen ziemlich dieselben.

### 11. Primäres Mesoderm (Urmesoderm).

Wir haben bereits bei der Darstellung des Furchungsprozesses auf den doppelten Ursprung des Mesoderms bei *Physa* aufmerksam gemacht und die beiden Stammbäume desselben gesondert zu konstruieren getrachtet. Für den einen bildet den Ausgangspunkt die hintere rechte Makromere des 24zelligen Stadiums  $3D$ , für den andern fanden wir zwei Ausgangspunkte in den beiden vorderen Quadranten des dritten Quartetts, nämlich  $3a^2$ ,  $3b^2$ . Das dem Makromerenquartett entstammende Mesoderm (Mesentoblast WILSONS, CONKLINS u. a., Cölomesoblast EISIGS) bezeichneten wir als »primäres«, dasjenige aus dem dritten Ectomerenquartett als »sekundäres« Mesoderm. Da das letztere bei der Geschichte des dritten Quartetts behandelt wird, so ziehen wir an dieser Stelle nur das erstere in Betracht.

Die Urzelle  $4d(M)$  entwickelt bei *Physa* während der Periode vom 28zelligen Stadium an bis zur Gastrulation einen ziemlich stattlichen Stammbaum, dessen Hauptzweige zwar bloß sechs Makromeren, dessen Nebenzweige aber etwa 20 Mikromeren<sup>1</sup> bilden.

Der ganze Entwicklungsmodus ist aus der S. 585 beigegebenen Tabelle ersichtlich.

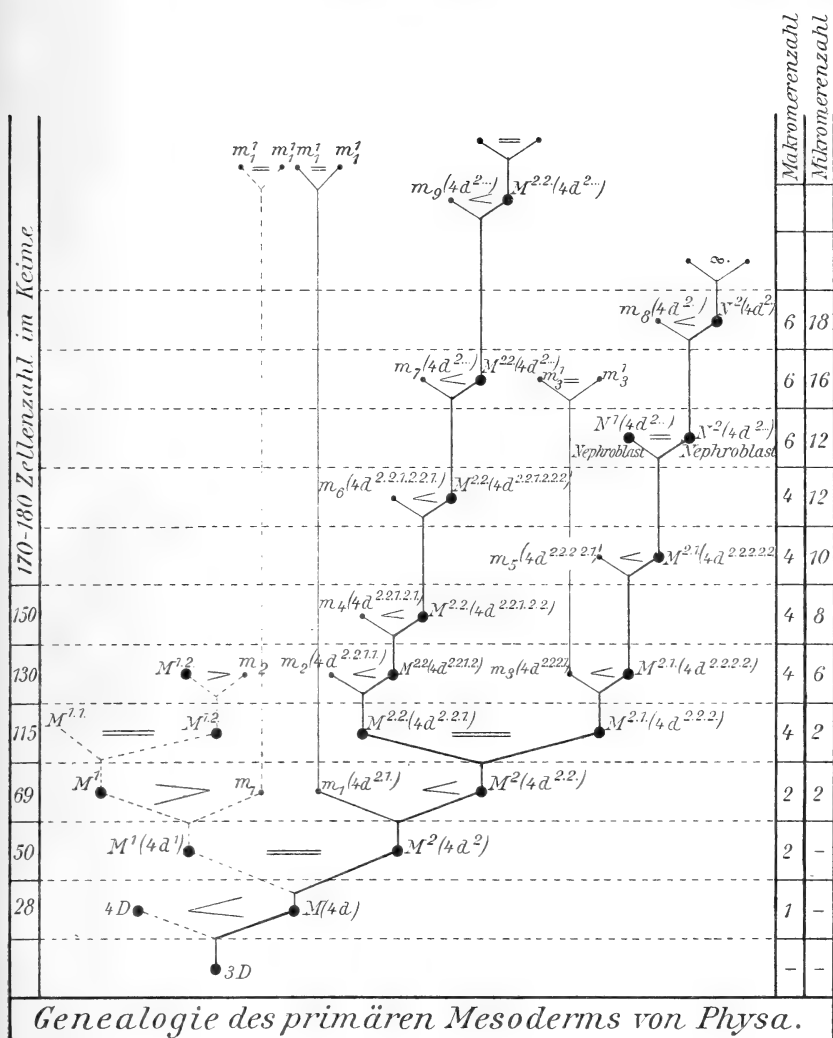
Die erste Teilung von  $4d(M)$  findet bei 44—50 Zellen statt, ist bilateral und beinahe vollkommen äqual. Die beiden Schwesterzellen  $M_1$  und  $M_2$  ( $4d^1$  und  $4d^2$ ) beginnen kurz darauf ziemlich tief in die Furchungshöhle einzusinken, tauchen aber bei 69 Zellen aus derselben wieder empor, um eine weitere Teilung durchzumachen, welche zur Abschnürung des ersten Mikromerenpaares  $m_1$  ( $4d^{1.1}$  und  $4d^{2.1}$ ) führt.

Letzteres wird nach vorn und unten abgegeben, kommt zwischen die Mutterzellen und die Makromere  $4D$  zu liegen, verbleibt in dieser Lage während der ganzen Furchungsperiode bis zum Beginn der

<sup>1</sup> Mit diesem Ausdruck bezeichnen wir die aus der auffallend inäqualen Teilung hervorgehenden kleinen Zellen, welche bereits in der embryologischen Literatur mehrere Namen tragen: »Zwergzellen«, »rudimentäre Zellen«, »vestigial cells« usw.

Einstülpung der Entodermplatte, wobei es gegen den animalen Pol verschoben wird.

Die dritte Teilung findet an Keimen mit 91–116 Zellen statt



die unteren die mediane Lage behaupten. Während ihrer Teilung zeigen alle vier Descendenten denselben goldgelben Farbenton wie die Entomeren.

Am Stadium von etwa 124 Zellen teilen sich alle vier Makromeren gleichzeitig inäqual und im entgegengesetzten Sinne (Fig. 51 und 54); die medianen schnüren nämlich ihre winzigen, chromatinreichen Tochterzellen ( $m_2$ ) nach vorn, die seitlichen ihre mehr als doppelt größeren chromatinärmeren ( $m_3$ ) nach hinten ab. Letztere kommen zwischen und über die anstoßenden Makromeren zu liegen und verbleiben an dieser Stelle bis in die spätesten Stadien.

Nach der letzteren Teilung ist das ganze Urmesoderm aus vier Makromeren und sechs Mikromeren zusammengesetzt, von denen das Paar  $m_2$  das kleinste ist. Die weitere Teilung beginnt an einem bereits sehr vorgerückten Stadium von etwa 150 Zellen und betrifft die beiden mittleren Makromeren, welche wieder ein recht kleines Mikromerenpaar in schiefer Richtung nach vorn und außen abschnüren (Fig. 54  $m_4$ ). Kurz darauf, etwa bei 160 Zellen, teilen sich auch die beiden äußeren Makromeren, sie erzeugen aber diesmal ein winziges Mikromerenpaar  $m_5$  in derselben Richtung, wie ihr erstes Paar  $m_3$ , d. i. nach hinten (Fig. 66). Dieses neue Mikromerenpaar kommt unter das erste Paar zu liegen und erscheint an späteren Stadien zwischen die anliegenden Makromeren förmlich eingeklemmt.

Es alterniert somit nicht nur das Mutterzellenpaar, sondern auch die Richtung, und das gilt auch für die nächste Teilung, denn es kommt jetzt wieder das mediane Paar an die Reihe, welches an einem Stadium von 170—180 Zellen ein neues, ganz kleines Mikromerenpaar  $m_6$  nach vorn und außen abschnürt, dessen Glieder sich an das Paar  $m_4$  anlehnen (Fig. 82).

Bis zu dieser Phase hat die Urmesodermzelle im ganzen nur vier Makromeren, dafür aber zwölf Mikromeren geliefert, welche teils vor den medianen, teils in den Winkeln zwischen diesen und den äußeren angeordnet sind. Die Feststellung der Aufeinanderfolge bei den weiteren Teilungen bietet bedeutende Schwierigkeiten, da der Keim sich bereits dem Gastrulastadium nähert.

Die nächste Teilung betrifft das äußere Makromerenpaar, welches schon während der Abschnürung des sechsten Mikromerenpaares auffallend an Größe zugenommen hat, wobei die Kerne sehr stark aufquellen und ein grobmaschiges Chromatinnetz ausbilden, in welchem ein großer Nucleolus aufgehängt ist. Es hat sich zugleich um die beiden Zellen ein weiter Flüssigkeitsraum gebildet, infolgedessen man

sie bequem beobachten kann. Alsdann bemerkt man in denselben die Teilspindeln, welche eine horizontale Lage haben. Die Teilung erfolgt ganz äqual, die Schwesterzellen  $4d^{1.2.2.2.1}$ ,  $4d^{1.2.2.2.2}$  und  $4d^{2.2.2.2.1}$ ,  $4d^{2.2.2.2.2}$  bleiben längere Zeit durch den Zwischenkörper miteinander verbunden und liegen bis zu ihrer völligen Abtrennung in derselben Ebene. In der Beschaffenheit ihres feinkörnigen, gelblichen Plasmas, sowie ihrer Kerne, gleichen sie vollkommen den medianen Makromeren und stechen von den vorn und seitwärts anstoßenden Elementen des sekundären Mesoderms, denen der gelbliche Farbenton ganz abgeht, deutlich ab. Da diese vier Zellen die Hauptanlagen der paarigen Urnieren bilden, so wollen wir sie von nun an als »Nephroblasten« bezeichnen und zwar die beiden hinteren mit  $N_1$  und die beiden vorderen mit  $N_2$ . Ihre weiteren Teilungen werden somit an dieser Stelle nur insofern berücksichtigt, als es die zusammenhängende Darstellung der Entwicklung des ganzen Mesoderms erheischt.

Kaum ist die Trennung der beiderseitigen Nephroblasten erfolgt, als sich die beiden medianen Makromeren dem Gesetz der Alternierung folgend, zur Abschnürung eines neuen Mikromerenpaares  $m_7$  vorbereiten. Dieselbe erfolgt, wie aus der Lage der Teilspindeln (Fig. 82) zu ersehen ist, in der Richtung gegen die inneren Winkel zwischen die medianen Makromeren und die Nephroblasten. Zu gleicher Zeit bemerkt man an einigen Keimen die Teilung des dritten Mikromerenpaares  $m_3$ , welches von den Mutterzellen der Nephroblasten erzeugt wurde und, wie Erinnerung, die übrigen Mikromeren an Größe übertrifft (Fig. 82). Die Descendenten, welche wir mit  $m_3^1$  bezeichnen wollen, sind einander gleich und liegen hintereinander zwischen den Makromeren  $M^{12+}$ ,  $M^{22+}$  und  $N^1$ ,  $N^1$ . Ihre Teilung scheint indessen an diesem Stadium nur ausnahmsweise zu erfolgen, da sie nur selten zur Beobachtung gelangte.

Nach der Erzeugung des siebenten Mikromerenpaares folgen abermals zwei alternierende Teilungen. Namentlich schnüren zunächst die vorderen Nephroblasten  $N_2$  ganz kleine Tochterzellen ( $m_8$ , Fig. 85a) nach hinten und kurz darauf die medianen Makromeren ein neues Mikromerenpaar nach vorn ab. Es ist bereits ihr sechstes Mikromerenpaar und das neunte Paar in der Mikromerengeneration, weshalb wir es mit  $m_9$  bezeichnen. Während der Abgabe der letzteren zwei Mikromerenpaare befindet sich der Keim bereits im Gastrulastadium. Der Stammbaum des Urmesoderms ist jetzt aus 6 Makromeren und 18 Mikromeren zusammengesetzt, von den letzteren gehören 12 den medianen und 6 den äußeren Makromeren.

Es wurde versucht, die Erzeugung von Mikromeren seitens der medianen Makromeren noch weiter zu verfolgen und es hat sich herausgestellt, daß noch ein siebentes, ja vielleicht noch ein achttes Paar erzeugt wird, weil eine genaue Zählung der Mikromeren an sehr vorgerückten Stadien eine höhere Ziffer als 18 ergibt. Da wir aber die weitere Descendenz nicht mehr mit gewünschter Genauigkeit zu verfolgen imstande waren, so haben wir es unterlassen, die vermuteten Teilungen in unsrer Tabelle ersichtlich zu machen.

Nach einer sehr großen Zahl von Beobachtungen und Zeichnungen zu urteilen, dürften in der Regel die medianen Makromeren bis zum Gastrulastadium höchstens sechs bis sieben und die beiden äußeren drei Mikromerenpaare erzeugen<sup>1</sup>. Es muß aber bemerkt werden, daß sich diese Maximalzahl an Stadien gleichen Alters nicht immer nachweisen läßt, woraus geschlossen werden darf, daß auch in der Sonderung des Mesoderms individuelle Schwankungen in der Zeitfolge und Zahl der Teilprodukte vorkommen können.

Außer den besprochenen Mikromeren, deren Descendenz direkt beobachtet worden ist, kommen an Gastrulastadien noch andre ganz kleine chromatinreiche Zellen zur Beobachtung, welche neben oder unmittelbar vor den vorderen Nephroblasten liegen und auch an andern Stellen unter den Mesodermzellen angetroffen werden. Ein Teil derselben gehört aber ganz bestimmt nicht dem Urmesoderm und auch nicht den hinteren Nephroblasten, sondern dem sekundären Mesoderm, dessen Komponenten um diese Zeit in einer sehr regen Teilung begriffen sind, die bald äqual, bald in hohem Grade inäqual ist und zur Bildung von Mikromeren führt, welche ihrer Beschaffenheit nach denjenigen des primären Mesoderms sehr ähnlich sind.

Indem wir nun unsre Darstellung der Entwicklung des primären Mesoderms abschließen, wollen wir bemerken, daß wir dieselbe in einer Phase unterbrechen, wo es geradezu unmöglich wird, die weitere Descendenz genau zu verfolgen.

Überblickt man nun die ganze Entwicklung des Urmesoderms, so fällt in derselben die Symmetrie auf, welche in dem konformen Fortgang der Teilung beider Teloblasten  $M_1$  und  $M_2$  bis in die spätesten Furchungsstadien, zu welchen unsre Tabelle führt, zum Ausdruck kommt. Wir haben es deshalb für überflüssig erachtet, in derselben den symmetrischen zweiten Hauptzweig des Stammbaumes zur Anschauung zu bringen.

<sup>1</sup> Die Erzeugung von Mikromeren findet noch während der Gastrulation statt.



Es erübrigt uns noch, unsre Beobachtungen über das weitere Verhalten des Mesoderms kurz anzuführen.

Von den sechs Makromeren werden die vier als Nephroblasten bezeichneten zum Aufbau der Urnieren verwendet, aus ihren drei hinteren Mikromerenpaaren entsteht eine ziemlich lange Kette von Zellen, die sich zwischen den medianen Makromeren und den hinteren Nephroblasten ausspannt. Die medianen Makromeren teilen sich erst an einem Stadium, wo bereits die Ausbildung der Kopfblase ziemlich weit vorgeschritten ist, zunächst äqual, dann mehrmals inäqual, und liefern die hinteren Mesodermstreifen (Fig. 93, 94 b, c, 97).

Aus ihren Teilprodukten entstehen schließlich zwei symmetrisch an der Bauchseite der Larve liegende Mesodermplatten, in deren Zusammensetzung auch einzelne Mikromeren eingehen (Fig. 101). Die ersteren geben der bleibenden Niere den Ursprung.

Was die Mikromeren betrifft, so wurde vor allem dem ersten Paare besondere Aufmerksamkeit gewidmet, und es konnte festgestellt werden, daß es sich nach der Einstülpung des Entoderms in der Richtung der Medianebene äqual teilt. Die vier Derivate liegen zwischen der hinteren Archenteronwand und dem Ectoderm (Fig. 84, 86).

Über ihre Beziehung zum Enddarm wird bei Darstellung der Ausbildung des letzteren berichtet. Von den übrigen, dem medianen Makromerenpaare entstammenden Mikromeren wird ein Teil ebenfalls zum Aufbau des Enddarmes verwendet, während ein anderer sich in der Furchungshöhle zerstreut; einige sieht man der Archenteronwand angepreßt, andre längs der Nephroblasten und mit denselben durch feine Fortsätze verbunden.

## 12. Die Furchungshöhle.

Im beschreibenden Teile wurde zwar die Furchungshöhle gelegentlich berücksichtigt, da es sich aber in diesem Abschnitt um die Beurteilung ihrer morphologischen und physiologischen Bedeutung handelt, so wollen wir die Hauptpunkte noch einmal überschauen.

Wie bei andern daraufhin näher untersuchten Mollusken: *Limax* (KOFOLD, MEISENHEIMER), *Planorbis* (HOLMES), *Dreissensia* (MEISENHEIMER), *Cyclas* (STAUFFACHER) usw. erscheint die Furchungshöhle auch bei *Physa* zum erstenmal schon auf dem Stadium von zwei Blastomeren. Ihre Ausbildung beginnt unmittelbar nach der Zweiteilung während der Rekonstruktion der Kerne. Zunächst ist es ein enger, linsenförmiger Spaltraum, welcher schnell an Ausdehnung gewinnt und zu

einem enormen Flüssigkeitsraume anschwillt, wobei die beiden Blastomeren sich zu flachen Kugelscheiben umbilden, welche sich nur mit ihren äußerst feinen Rändern zusammenschließen.

Vor der nächsten Teilung verschwindet dieser Flüssigkeitsraum gänzlich, so daß die in Teilung begriffenen Zellen flächenhaft einander anliegen. Ist dieselbe vollzogen, alsdann beginnt abermals die Ausbildung des Hohlraumes, der während des vierzelligen Ruhestadiums die stärkste Ausdehnung gewinnt.

Von nun an wiederholt sich dasselbe Spiel vom Auftauchen und Verschwinden eines mit Flüssigkeit erfüllten Innenraumes auch während der Übergangs- und Ruhestadien vom 8—12 zelligen, vom 12—16 und 16—24 zelligen Furchungsstadium, mit dem einzigen Unterschiede, daß der Hohlraum in allen späteren Stadien, vom achtzelligen angefangen, auch während des Teilungsaktes selbst nicht mehr verschwindet, ferner, daß er sich an späteren Stadien immer mehr an der animalen Keimhälfte lokalisiert, deren einzelne Zellen, wofern sie sich in Ruhe befinden, flacher und durchscheinend werden, während die vier Makromeren mit breiten Wandflächen verbunden bleiben.

Bei *Physa* ist die Furchungshöhle am schönsten ausgebildet am 16zelligen Ruhestadium (Fig. 9 und 10) und unmittelbar nach der Konstituierung des 24zelligen Stadiums, welches zeitweise eine ganz regelmäßige Blastula vortäuscht (Fig. 13). Indessen ist die enorme Furchungshöhle desselben nur von kurzer Dauer, denn beim Übergang in das Ruhestadium wird sie bis auf unbedeutende radiär gestellte Spalträume an der animalen Hälfte reduziert, indem sämtliche Blastomeren mehr oder minder starke Fortsätze gegen die Mitte des Keimes ausschieken. Die vier Makromeren schließen wieder wie auf vorhergehenden Ruhestadien mit breiten Flächen zusammen. Es gibt auch am 24zelligen Stadium eine Phase, in welcher die Furchungshöhle bis auf polständige Vacuolen reduziert wird.

An späteren Stadien vom 28zelligen an ist zwar das Alternieren des Wachsens und Schwindens des Flüssigkeitsraumes eine regelmäßig wiederkehrende Erscheinung, doch vermißt man dabei die konstante Regelmäßigkeit der Anfangsstadien. Vergleicht man nämlich die lange Reihe von Furchungsstadien bis zum Beginn der Einsenkung der Entodermplatte, so stellt sich heraus, daß die Hohlräume bald während der Teilung einzelner Blastomeren, bald während der Ruhepause entstehen, ohne daß für ihr Auftreten und Verschwinden eine bestimmte Norm festgesetzt werden kann. Das Verhalten der

Flüssigkeitsräume ist sogar an Stadien mit gleicher Zellenzahl öfters ganz verschieden, da solche auf verschiedene Weise zustande kommen können, wie dies an entsprechender Stelle hervorgehoben wurde.

An sehr weit vorgerückten Stadien über 150 Blastomeren treten weite, centrale Räume sehr selten auf, dafür erscheinen an verschiedenen Stellen des Keimes bald periodisch, bald konstant intercellulare Spalträume, die letzteren namentlich unter den acht Trochoblasten und zwischen den vorderen Zellen des zweiten und dritten Quartetts ( $2b^{121}$  und  $2b^{122}$ ,  $2b^{211}$  und  $2b^{212}$ , zwischen  $3a^{11}$  und  $3a^{12}$ ,  $3b^{11}$  und  $3b^{12}$ ), also zwischen und unter solchen Zellen, die entweder ganz ungeteilt bleiben, wie die Trochoblasten, oder sich erst an sehr späten Stadien teilen, wie die übrigen der obengenannten Zellen.

Im allgemeinen verhält sich die Furchungshöhle bei *Physa* in ihrer wechselnden Form und Ausdehnung, in ihrem periodischen Auftauchen und Verschwinden genau so wie diejenige von *Limax* (KOFOID, MEISENHEIMER), von *Planorbis* (HOLMES), *Dreissensia* (MEISENHEIMER) und *Cyclas* (STAUFFACHER), so daß wir dieselbe mit KOFOID am besten als eine »ephemeral and recurrent cleavage cavity« kennzeichnen können. Die Übereinstimmung ist besonders in den Anfangsstadien sehr auffallend, an späteren Stadien treten entsprechend dem verschiedenen Furchungsmodus einige Unterschiede auf, die jedoch den allgemeinen Charakter der Furchungshöhle nicht wesentlich beeinträchtigen. Die Furchungshöhle von *Physa* und *Planorbis* erreicht nie eine so bedeutende Ausdehnung wie diejenige von *Limax*, sie ist überhaupt bei den Landpulmonaten größer als bei den Wasserpulmonaten, worauf wir noch weiter unten zurückkommen.

Als ein gemeinschaftliches Kennzeichen für die Furchungshöhle aller obengenannter Formen kann wohl die Lokalisation derselben in der animalen Keimhälfte, ihr Fortbestand bis zum Gastrulastadium und direkter Übergang in die Leibeshöhle, desgleichen die unmittelbare Kommunikation des centralen Flüssigkeitsraumes mit peripheren intercellularen Spalträumen angesehen werden, welche nach übereinstimmender Auffassung der Autoren mit jenen in enger morphologischer Beziehung stehen.

Mit Rücksicht auf das vollkommen übereinstimmende Verhalten der Furchungshöhle bei *Physa*, *Limax* und *Dreissensia* während der ganzen Furchungsperiode halten wir für ganz überflüssig unsre Erörterung bis ins einzelne zu führen, da wir zur erschöpfenden Darstellung KOFOIDS, in welcher auch die betreffende Literatur berücksichtigt wird, sowie zu derjenigen MEISENHEIMERS kaum etwas

Wesentliches hinzufügen könnten, desgleichen wäre es überflüssig dieselbe durch Figuren zu erläutern, da wir fast genaue Kopien derjenigen geben würden, welche den betreffenden Arbeiten dieser beiden Autoren zugrunde liegen. Wir gehen somit zur Frage nach der Rolle der Kerne bei der Bildung von Flüssigkeitsräumen, sowie nach der physiologischen Bedeutung der Furchungshöhle über.

Betreffend die erstere hat bereits MEISENHEIMER in seiner *Limax*-Arbeit ('96) die enge Beziehung der Kerne zu den Excreträumen in einem besonderen Abschnitt eingehend besprochen und für ihre direkte Beteiligung am Excretionsprozesse mehrere Anhaltspunkte gewonnen. Unter andern ist es die jedesmalige Annäherung derselben fast bis zur Berührung, die Ausbildung der ersten linsenförmigen Spalträume in ihrer unmittelbaren Nähe und gewisse Strukturveränderungen in den Nucleolen. Bei *Physa* wurden ähnliche Erscheinungen beobachtet, aber auch ohnehin würden wir an der wichtigen Rolle der Kerne bei der Bildung der Excretstoffe gar nicht im Zweifel sein, sobald es heutzutage als eine wohl begründete Tatsache angenommen werden muß, daß der Kern bei den meisten Stoffwechselvorgängen in der Zelle in hervorragender Weise beteiligt ist. Seine vermittelnde Rolle bei der Verarbeitung des Dotters steht wohl außer Zweifel. Bedeutend wichtiger dürfte die von MEISENHEIMER aufgeworfene Frage sein, ob es sich bei der Bildung der Flüssigkeitsräume nicht etwa um die Differenzierung der Kerne selbst handelt? Für die Entscheidung dieser Frage fehlt noch zurzeit, wie dieser Autor richtig bemerkt, jeder Anhalt. Trotzdem halten wir es für höchst wahrscheinlich, daß es sich bei der Bildung der Flüssigkeitsräume nicht ausschließlich um Stoffwechselvorgänge, sondern auch um gleichzeitige Differenzierung der Kerne handelt.

In physiologischer Beziehung werden die Hohlräume seit WARNECK (1850) mit den Ernährungs- und Excretionsprozessen in Beziehung gebracht. KOFOID ('95) betrachtet die Furchungshöhle ausschließlich als eine »Excrethöhle«, dagegen stellt MEISENHEIMER ('96) die Ernährungsvorgänge mehr in den Vordergrund. Dieselben beständen im Verbrauch des ursprünglichen Dotters und des von einzelnen Blastomeren aufgenommenen Eiweißes. Wir stimmen dessen Ansicht ohne weiteres zu, denn wir fanden oft bei den beiden *Physa*-Arten (*Ph. fontinalis* und *Ph. hypnorum*) sowohl Eiweiß- als auch Dotterpartikelchen nicht nur in den Entodermzellen, sondern auch in einzelnen Ectodermzellen und in der Furchungshöhle ein fein granuliertes Gerinnsel, dessen Granula sich mit Hämatoxylin lebhaft

tingieren. Ich glaube kaum, daß es Excretkörnchen sind, man dürfte sie vielmehr als fein verteiltes Eiweiß betrachten. Wie dem tatsächlich sei, darüber können weder Tinktionen, noch die nicht ganz verlässlichen mikrochemischen Reaktionen näheren Aufschluß geben. Einstweilen müssen sich also unsre Vermutungen hauptsächlich auf morphologische Erscheinungen stützen. Dieselben bestehen bei *Physa* im unausgesetzten Ausschicken und Einziehen von Fortsätzen in der Ausbildung von feinen seitlichen Pseudopodien, im fortwährenden Wechsel der Konfiguration einzelner Blastomeren, welche wohl keinen andern Zweck haben können, als eine rege Wechselwirkung zwischen denselben zu ermöglichen. Es unterliegt für uns keinem Zweifel, daß dieser Wechselverkehr zwischen den Furchungszellen nicht nur den Stoffwechsel sondern auch die Differenzierung derselben zum Zwecke hat.

Wir kommen nun zu einer andern Frage, welche unsres Wissens zuerst von KOFOID (*Limax*) angeregt wurde, warum nämlich die Furchungshöhle bei den Landpulmonaten bedeutend größer ist als bei den Süßwasserpulmonaten und bei letzteren größer als bei den marinen Formen. KOFOID sucht die erstere Erscheinung durch die Annahme zu erklären, daß die Quantität des Eiweißes und die Stärke der Eiweißhüllen auf den Excretions- und Respirationsprozeß hemmend einwirken. Infolgedessen muß bei den Landpulmonaten, deren Eier von einer mächtigen Eiweißhülle und einer sehr starken Membran umgeben sind, der enorme, periodisch wiederkehrende Flüssigkeitsraum entstehen. Dem gegenüber hebt MEISENHEIMER ('01) hervor, daß *Dreissensia* in dieser Beziehung den Landpulmonaten *Limax* eher übertrifft, trotzdem ihre Eier von einer schwächeren Eiweißhülle umgeben sind. Auch die weitere Annahme KOFOIDS, daß nämlich das Süßwasser auf die Exosmose der Excretstoffe hemmend einwirkt, wird von MEISENHEIMER auf Grund der Befunde bei *Dreissensia* zurückgewiesen. Die Experimente mit *Physa*, deren Eier KOFOID in Salzlösungen von verschiedenen Konzentrationen sich entwickeln ließ und dabei eine Reduktion der Excrethöhle beobachtete, weist MEISENHEIMER ganz richtig zurück, indem er darauf hinweist, »daß ein derart abnormes Medium, in dem sich die Eier befinden, den Organismus unbedingt schwächen und seine Lebensfähigkeit herabsetzen muß, wenn die Furchung dabei auch noch normal verläuft«. Nach eignen Versuchen an *Physa*-Eiern, welche in Seewasser von verschiedenen Konzentrationen bis zu 25 % gezüchtet wurden, muß ich dessen Ansicht im vollen Maße bestätigen.

Unter diesen abnormen Bedingungen äußert sich die Herabsetzung der Lebenstätigkeit der Keime besonders in dem Umstande, daß die Eier zur Erreichung einer bestimmten Entwicklungsstufe etwa viermal so viel Zeit bedürfen wie unter vollkommen normalen, wenn überhaupt die Entwicklung nicht ganz gehemmt wird. Außerdem spricht dafür auch ein bedeutender Prozentsatz abnormer Formen, welche trotz ungünstiger Bedingungen doch zur Ausbildung der Schneckengestalt gelangen.

In der freien Natur verhalten sich die Seeformen in bezug auf die Ausdehnung der Furchungshöhle sehr verschieden. Bei einigen derselben ist sie, zumal in den Anfangsstadien, kaum angedeutet [*Nassa* (BOBRETZKI), *Umbrella* (HEYMONS)], bei andern sehr klein *Aplysia* (CARAZZI), *Polycera* und *Acera* (nach eignen Beobachtungen)], bei *Crepidula* (CONKLIN) ist sie nur auf die Anfangsstadien beschränkt und bei *Patella* (PATTEN) und *Trochus* (ROBERT) ziemlich weit<sup>1</sup>.

In andern Gruppen, namentlich bei Cölenteraten und Echinodermen, erreicht die Furchungshöhle eine sehr bedeutende Ausdehnung. Es stellt sich somit heraus, daß die äußeren Bedingungen, im gegebenen Falle das Seewasser, an und für sich keinen bestimmenden Einfluß auf die Bildung und Ausdehnung der Furchungshöhle ausüben, sondern daß hierbei hauptsächlich innere Faktoren im Spiele sind. Unserer Ansicht nach ist es nicht etwa die Quantität und Qualität des Dotters allein, auch nicht die Menge des den Keim umgebenden Eiweißes, sondern in erster Linie die eigenartige Struktur des Eiplasmas selbst, von welcher sowohl der spezifische Stoffwechsel, als auch der Gang der Entwicklung reguliert wird. Ohne diese Annahme könnte man nicht verstehen warum bei sonst gleichen Bedingungen die Furchungshöhle einmal enorm weit, ein andres Mal sehr eng ist oder gar nicht ausgebildet wird, ferner warum der Dottervorrat bald schneller bald langsamer verbraucht oder aber größtenteils für die Larvenperiode aufgespeichert wird. Diese Erscheinungen hängen offenbar mit der spezifischen Ökonomie in den einzelnen Ontogenien zusammen.

Zum Schlusse wollen wir noch der morphologischen Bedeutung der Furchungshöhle einige Bemerkungen widmen. Es wurde bereits erwähnt, daß KOFOID (*Limax*) die Furchungshöhle der Mollusken

<sup>1</sup> Bei zwei mit Rücksicht auf die Quantität des Deutoplasmas extremen Formen *Siphonaria lepida* und *Aplysia* sp. (FUJITA '04) wird keine Furchungshöhle ausgebildet, wenigstens wird sie weder im Text erwähnt noch in den Abbildungen ersichtlich gemacht.

als eine »Excrethöhle« bezeichnet, welcher Ausdruck nach MEISENHEIMER mit Bezug auf die größere physiologische Bedeutung dieses Hohlraumes gut angebracht ist. Beide Autoren legen somit das Hauptgewicht auf die physiologische Bedeutung der Furchungshöhle und KOFOID spricht ihr sogar jede Bedeutung für den Furchungsprozeß ab, wie dies aus folgender Äußerung hervorgeht: »the existence of a cleavage cavity is dependent more upon the physiological necessities of the egg than upon the internal process of cell division, or the mechanical necessities of cleavage, and than is pre-eminently physiological than morphological«.

Wir gestehen, daß wir diese Auffassung etwas unvermittelt finden und daß wir überhaupt nicht verstehen, wie Autoren, die sich mit den Schicksalen der Furchungshöhle und den Furchungsvorgängen eingehend befaßt haben, den einleuchtenden Zusammenhang mit dem Verlaufe des Furchungsprozesses selbst entweder übersehen oder wenigstens stillschweigend übergehen. Wäre die Entstehung und Ausdehnung der Furchungshöhle nur der Ausdruck einer Fluctuation im Ausscheiden und Entleeren der Secrete, so wären wir angesichts der oben erwähnten Arten zu dem Schlusse gedrängt, daß bei ihnen die nutritiven und excretorischen Funktionen entweder in ganz anderer Weise vor sich gehen (wie dies KOFOID annimmt) oder im Vergleich zu andern Blutsverwandten auf ein Minimum reduziert werden. Es handelt sich aber gerade um solche Formen, deren Ei sich durch eine große Dottermenge auszeichnet, bei denen man also einen regen Stoffumsatz und eine entsprechend gesteigerte Energie der Ausscheidung voraussetzen sollte. Nun hat neulich HOFFMANN ('02) nach eingehenden Untersuchungen an *Nassa mutabilis* den Beweis erbracht, daß der Dotter besonders in den ersten Stadien sehr eifrig verarbeitet wird. Wir dürften also erwarten, daß bei einem intensiven Stoffwechsel sich auch ein weiter Excretraum ausbildet, was jedoch keineswegs der Fall ist. Im Gegenteil ist die primäre Furchungshöhle bei der genannten Form sehr klein und gleicht sich bald aus. KOFOID möchte diese Erscheinung dem Einflusse äußerer Faktoren zuschreiben, welcher, wie wir oben gesehen haben, zum mindesten sehr problematisch ist.

Der Mangel bzw. die Reduktion der Furchungshöhle entspricht in diesem Falle, unsrer Meinung nach, keineswegs den physiologischen Prozessen, sondern dürfte sich einfach aus durch den Dotterreichtum eingengten Raumverhältnissen und den hierdurch verursachten Furchungsmodalitäten als eine architektonische Notwendigkeit ergeben.

Die Beziehung zur Furchung ist also eine unmittelbare und nachweisliche. Daß sich in den inneren Hohlräumen, wie sie sich aus der Konfiguration und den gegenseitigen Größenverhältnissen der Blastomeren ergeben und Hand in Hand mit der Entwicklungstätigkeit derselben verändern, je nachdem sich die Zellen durch Fortsätze zu verbinden oder behufs der Teilung abzurunden haben, stets auch Excretstoffe ansammeln, ist für uns ebenfalls selbstverständlich.

Die Bedeutung der Furchungshöhle, wie sie aus den Differenzierungs- und Gestaltungsprozessen des Embryo resultiert, würde unsres Erachtens im besonderen darin liegen, daß durch ihre Ausbildung ein freier und allseitiger Kontakt zwischen den einzelnen Blastomeren ermöglicht und ihre Verschiebbarkeit wesentlich erleichtert wird. Für diese Auffassung bietet der Furchungsprozeß bei *Physa* recht viele Belege. Wir wollen beispielsweise nur einige derselben herausgreifen. Wir erinnern, daß zwischen den ursprünglichen zwei Blastomeren ein auffallend weiter Hohlraum gebildet wird, der alsbald bei gleichzeitiger Ausstoßung der Flüssigkeit zum Schwinden gebracht wird. Ist dieser Raum lediglich eine Excrethöhle im Sinne KOFOIDS? Kann man schon in dieser Phase einen so regen Stoffwechsel voraussetzen, der eine derart ausgiebige Excretion zur Folge hätte? Wir glauben es kaum. Wenn man aber bedenkt, daß an diesem so wie besonders in den nächstfolgenden Stadien bereits über die Achsenverhältnisse, über die Richtung der Spirale, über die Lage der Mesodermelemente usw. entschieden wird, so dürfte der Grund der Ausbildung von enormen Hohlräumen in den Anfangsstadien eher in der Notwendigkeit von Vorbereitungsstadien zu suchen sein, in denen die Differenzierung der Furchungszellen die Hauptaufgabe bildet.

Ein weiteres Beispiel bietet uns das 24zellige Stadium. Wir haben einen handgreiflichen Differenzierungsprozeß an den vier Makromeren kennen gelernt, welcher sich in der Ansammlung von färbbaren Körnchengruppen am vegetativen Pole, in ihrer Wanderung gegen das Centrum des Keimes und ihrem schließlichen Verschwinden äußert und erinnern uns, daß dabei alle 24 Zellen mit ihren centripetalen Fortsätzen in der Mitte des Keimes zusammen treffen. Es gelangt ferner der centripetal gerichtete Fortsatz der Makromere 3D in einen innigen Kontakt mit eben solchen Fortsätzen der übrigen Blastomeren, vorzüglich aber denjenigen der Ectodermzellen, wird nachher unmittelbar vor der Teilung eingezogen, wobei sich die Makromere abrundet und an die Oberfläche des



Keimes steigt. Nach der Abtrennung der Urmesodermzelle 4d bleibt diese Makromere bis zur Gastrulation an der Oberfläche ohne sich zu teilen, während die letztere vor ihren nächsten Teilungen periodisch in die Furchungshöhle einsinkt, sich mit andern Blastomeren in Verbindung setzt und während der Teilung wieder an die Oberfläche steigt.

Beispiele ähnlichen periodischen, teilweisen Einsinkens und Auftauchens, des Ausschickens und Einziehens von Fortsätzen wiederholen sich fast bei allen sich furchenden Blastomeren mit dem Unterschiede, daß die centralwärts gerichteten Fortsätze bald feiner bald massiver sind. Stets wird dadurch ein Hohlraum gebildet, dessen Weite der Zahl und Größe der sich gleichzeitig furchenden Zellen entspricht. Ob sich derselbe jedesmal mit einer Excretionsflüssigkeit füllt und ob dieselbe ausgestoßen wird, darüber fehlen uns zuverlässliche Beobachtungen. Wir glauben jedoch annehmen zu dürfen, daß die erwähnten Erscheinungen des periodischen Ausschickens und Einziehens von Fortsätzen nicht ausschließlich im Dienste der Ernährung und Excretion stattfindet, sondern vorwiegend zum Zwecke eines wechselseitigen Stoffaustausches zwischen den Zellen, dessen Natur und Bedeutung uns freilich nicht näher bekannt ist.

Sollte tatsächlich die Hauptbedeutung der periodisch wiederkehrenden Furchungshöhle lediglich in nutritiven Prozessen zu suchen sein, wie dies mehrere Forscher annehmen, alsdann müßte der ursprüngliche Dottervorrat sehr bald erschöpft sein, da ja schon vom zweizelligen Stadium an mächtige Excrethöhlen entstehen und unausgesetzt wiedergebildet werden, die nach dieser Auffassung als Ausdruck eines energischen Stoffwechsels zu betrachten sind. Indessen ist dies bei *Physa* keineswegs der Fall, vielmehr findet man noch kurz vor der Gastrulation und während derselben deutlich erkennliche Dotterelemente nicht nur in den zahlreichen Entodermzellen, sondern auch in den Makromeren des primären Mesoderms. Wenn wir ferner erwägen, daß bei dotterarmen Eiern während der Furchung oft sehr mächtige, dagegen bei dotterreichen sehr unansehnliche Hohlräume gebildet werden, so sind wir zur Annahme gedrängt, daß es nicht rein physiologische Kriterien sind, welche die Ausbildung und Ausdehnung der Furchungshöhle bedingen, sondern daß hier ebensowohl morphologische Momente eingreifen und daß wir nur unter gleichzeitiger Berücksichtigung dieser beiden Seiten der Embryogenie Aussicht haben können einen tieferen Einblick in die eigentliche Rolle der Furchungshöhle zu gewinnen.

## II. Vergleichende Betrachtungen.

### 13. Spiralfurchung.

Das Problem dieser in der Ontogenie weit verbreiteten Erscheinung vereinigt in sich eine Reihe von Einzelfragen, deren Lösung nicht nur für das Verständnis morphogenetischer Vorgänge bei Formen, wo sie typisch vorkommt — wie bei zahlreichen Mollusken, Anneliden, und Turbellarien (*Discocoelis*) — sondern für das Verständnis der gesamten Furchungsmechanik von eminenter Bedeutung sein würde<sup>1</sup>.

Man sollte zunächst die Hauptfrage entscheiden: worin besteht denn das Wesen dieser Furchungsform?; ferner die Fragen: in wie weit kann dieselbe eine phylogenetische Bedeutung, sowohl für die betreffenden Tierarten, als für ganze Tiergruppen haben? in welcher Beziehung steht die Spiralfurchung des Eies zur morphogenetischen Differenzierung und zur Asymmetrie des fertigen Gasteropoden? wovon hängt die Richtung einzelner spiraler Zellteilungen ab? wann mag sich die Konstanz spiraler Teilungsrichtungen bei den betreffenden Formen gefestigt haben? u. dgl. mehr.

Was zunächst die Hauptfrage nach dem Wesen der Spiralfurchung betrifft, so wurde ihre Lösung in ganz zutreffender Weise in der Erforschung der Gründe gesucht, welche jene ursprünglich verursacht und zu einem weit verbreiteten Furchungstypus gemacht haben. Hier gehen aber die Ansichten der Autoren sehr auseinander und lassen sich auf die gesamte Auffassung der Entwicklungsvorgänge des Einzelnen zurückführen, wie dies aus den weiter unten auseinandergesetzten Ansichten einiger Autoren hervorgeht.

Nach CONKLIN ('97) wird die Furchung in der Konstanz ihrer Richtungen durch die spezifische Struktur des Keimplasmas (»the intrinsic structur of the germinal protoplasm«) causal bedingt. Unmittelbares Eingreifen mechanischer Faktoren wäre bei der Differenzierung ausgeschlossen, sie geht vielmehr durch Plasmabewegungen vor sich und nur in gewissen Punkten wäre es durch den Verlauf der im Ei bestimmten Entwicklung gewissermaßen vorgetäuscht (»exact simulation«). Es müßte demnach die qualitative Sonderung der Organanlagen stets schon durch die ersten Teilungen eingeleitet

<sup>1</sup> Nach MEAD ('97) ist die Spiralfurchung bei 16 Anneliden, neun Mollusken und einer Turbellarie bekannt. Seit 1897 hat sich die Zahl der spiralfurchenden Formen wenigstens um sechs vermehrt.

werden, so daß zwischen der Furchungsform und der Morphogenese innige Beziehungen beständen. Der Furchung wäre folglich eine phylogenetische Bedeutung nicht abzusprechen; die Spiralfurchungen von Mollusken, Anneliden und Polychaeten würden sich nach CONKLIN in dieser Hinsicht ähnlich wie das Gastrula-, das Larven- und das Reifenstadium bei Metazoen überhaupt verhalten.

Anders CHILD ('00), der auf dem organistischen Standpunkte WHITMANNS steht. Das verschiedene Verhalten der Blastomeren unter normalen und anormalen Furchungsbedingungen hängt nach ihm von ihrer Beziehung zum Ganzen ab. Nur der causale Einfluß des Gesamtorganismus auf die Bestandteile macht es erklärlich, daß bei verwandten Formen dieselben Zellen verschiedenes Schicksal haben können. Die rein quantitative Furchung wird anfänglich durch mechanische Faktoren, wie den gegenseitigen Druck, die Adhäsion, die Oberflächenspannung u. dgl. bestimmt, welche ihr die für die Organisation und eine frühzeitige Sonderung der Organe günstigste Form sichern. Das Zusammenspiel äußerer Faktoren sorgt aber nur dafür, daß jede Zelle mit möglichst vielen und stets denselben Zellen in Kontakt komme, und da eine derartige Gruppierung am ehesten bei der Spiralfurchung erreicht wird, so wird dieser Furchungstypus von der Selection begünstigt und ist infolgedessen allgemein verbreitet. Einen Angriffspunkt biete der Selection die Beschaffenheit der Eizelle, welche wenigstens die Richtung der ersten Furche irgendwie vorausbestimmt<sup>1</sup>. Der Spiraltypus erscheint also in dieser Fassung als ein Resultat der Selection. Die Spiralfurchung hätte als solche keine phylogenetische Bedeutung; diese darf erst der bilateralen Furchung, welche früher oder später in die Entwicklung einsetzt, zugeschrieben werden. Es würde sich also daraus ergeben, daß die Furchung selbst Änderungen erfahren kann, welche nicht notwendig auf die späteren Stadien, die Larve und das fertige Tier zurückzuwirken und übertragen zu werden brauchen.

Nach WILSON rührt die Spiralform der Furchung von dem frühzeitigen Erscheinen der Alternation in den Zellteilungen her, die wieder ein Resultat mechanischer Faktoren, in erster Linie des Gegendruckes der Zellen darstellt. Der Einfluß jener Faktoren kann jedoch nur im Wege der Vererbung in die Entwicklung als gestaltende Komponente eingreifen. Phyletisch leitet WILSON in Über-

---

<sup>1</sup> Ähnliches findet sich in der DRIESCHSchen Theorie der »epigenetischen Evolution« der Organismen.

einstimmung mit CONKLIN die Spiralfurchung von der radialen, beziehungsweise orthoradialen<sup>1</sup> ab und will ihr selbst eine phylogenetische Bedeutung nur insofern zuschreiben, als sie mit der fortschreitenden Abkürzung und Kondensierung der Entwicklungsprozesse entsprechende Modifikationen erfahren hatte. — HOLMES hat sich ebenfalls für eine phylogenetische Bedeutung der Furchung ausgesprochen, indem er einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der Furchung und der Asymmetrie des fertigen Tieres annimmt.

Auf demselben Standpunkte wie CONKLIN und HOLMES steht auch ROBERT ('03), der ebenfalls zwischen dem Furchungsmodus und der definitiven Gestalt innige Beziehungen annimmt. Bei *Trochus* kommt nämlich die erste Andeutung der Asymmetrie fast genau an demselben Stadium (von etwa 145 Zellen) wie bei *Crepidula* zum Ausdruck und wird durch den Teilungsmodus einer einzelnen Zelle (4c)<sup>2</sup> verursacht, deren läotrope Teilung das Übergewicht der rechten Seite des Embryos über die linke bedingt. Die Auffassung ROBERTS ist aus folgender Äußerung zu ersehen »on peut admettre que le sens de l'asymétrie des Gasteropodes est prédéterminé dans l'oeuf, qu'il se manifeste dès les premiers stades de la segmentation, et que cette asymétrie même a sa source dans la segmentation« p. 229.

Wir schließen uns der Auffassung CHILDS, daß der Spiraltypus ein Resultat der Selection ist, vollkommen an. Denn wir huldigen der Überzeugung, daß in der tierischen Ontogenie das allgemeine Prinzip der Natur: das Passende und Ausgiebigste unter möglichster Schonung des Kraftvorrates zu leisten, bewahrt wird, daß also dieselbe nicht nur passende Organisationen, sondern auch ontogene-tische Entwicklungsweisen züchtet. Somit haben wir, wie CHILD richtig folgert, auch in der Spiralfurchung zweifellos eine Konfiguration vor uns, welche einer jeden Blastomere das Optimum des Stoffaustausches und der Wechselbeziehungen zu den übrigen sichert und auf diese Weise zu einer möglichst raschen Differenzierung derselben beiträgt. So erklärt es sich, daß die Furchung in der

<sup>1</sup> CONKLINs Bezeichnung für radiale Furchung (wo meridionale und äquatorielle Teilungsfurchen miteinander alternieren), während bei der Spiralfurchung die Lage der Furchen in der Diagonale alterniert.

<sup>2</sup> Es mag an dieser Stelle bemerkt werden, daß bei *Physa* der Beginn der Asymmetrie sich ebensowenig auf eine einzelne Zelle zurückverfolgen läßt, wie bei *Planorbis*, da die entsprechende Zelle des vierten Quartetts zu klein ist, um auf die Wachstumsvorgänge des ganzen Embryos einen entscheidenden Einfluß ausüben zu können.

Verteilung der Blastomeren sich nach den Verhältnissen des Raumes zu richten scheint. Beim Alternieren der Zellteilungen finden nämlich die neu entstehenden Zellen den freiesten Raum zur Entwicklung und stehen auch mit möglichst vielen benachbarten Zellen im Kontakt; hierin liegt auch der Grund, warum sich der spiralgige Typus, welcher den Zellen die günstigsten Raumverhältnisse bietet, überhaupt ausgebildet hat und bei verschiedensten Tiergruppen vorkommt.

Das Ei braucht höchst wahrscheinlich keine spezifischen Stoffe zu besitzen, von denen die Richtung der Spiralfurchung abhängen würde<sup>1</sup>.

Die Richtung der Naturauslese allein entscheidet darüber, ob sich dieser oder ein anderer Furchungstypus bei einer Tierform herauszubilden hat.

Wir wollen zum Schluß die Aufmerksamkeit darauf lenken, daß spirale Drehungen in der ganzen organischen Natur zu den gewöhnlichsten Erscheinungen gehören. Schon bei Protozoen sind dieselben allgemein verbreitet. Die spiralgewundenen Schalen der Foraminiferen, die trichterförmige Spirale des Peristomiums bei peritrichen Infusorien brauchen nicht erst erwähnt zu werden. In höheren Tierkreisen sind aufgerollte Antennen, Hinterleiber oder Schwänze<sup>2</sup> allenthalben zu finden. Wer wäre indessen imstande anzugeben, warum eine *Vorticella* oder *Trichodina* eine dextrale und eine *Spirostoma* eine sinistrale Windung anlegt<sup>3</sup>. Zumal für die Lebensinteressen des Tieres die Windungsrichtung gleichgültig ist!

Die betreffende Drehungsfähigkeit mag schon in der Beschaffenheit der Ahnenzelle vorhanden gewesen sein, da bei diesen Unicellulaten von Wechselwirkungen, Adhäsion, Gegendruck und andern Momenten, auf welche man die Spiralbildungen der Metazoen zurückzuführen versucht, keine Rede sein kann.

Wie es nun müßig wäre, die Natur jener ursprünglichen Fähigkeit erschließen zu wollen, ebenso verhält es sich mit den Erklärungsversuchen in betreff des Ursprungs und der Richtung der Spiral-

---

<sup>1</sup> Wir haben versucht die Eikeime von *Physa* sowie sonstiger Tiere, in deren Bau Spiralsymmetrie in markanter Weise zum Ausdruck kommt, wie z. B. die Vorticellen, in polarisiertem Licht zu betrachten, ohne irgend einen positiven Anhaltspunkt darüber erlangen zu können, ob sie einen spezifischen Stoff enthalten, welcher die Polarisationssebene nach entgegengesetzter Richtung drehen würde.

<sup>2</sup> Der stets nach links gekrümmte Schwanz des Haushundes.

<sup>3</sup> Vgl. DELAGE, Zoologie Concrète. I. p. 454—456.

furchung und der Schalendrehung bei Gasteropoden. Dies schien aber nicht einem jeden Autor eingeleuchtet zu haben.

Bei der Spiralnutation der Pflanzen umschreiben die Botaniker einfach diese Erscheinung, indem sie dieselbe aus einer Anlage zur kreisrunden Bewegung, verbunden mit Geotropismus und andern »inneren Ursachen« erklären, sämtlich Erklärungen, die nach BÜTSCHLI in die Kategorie der Umschreibungshypothesen hingehören. Wenn wir dagegen die spiralige Blattstellung an einem Pflanzentriebe betrachten, so wird uns auch hier die für das Wachstum und Assimilation günstigste Ausnutzung des Raumes deutlich entgegengetreten, also dasselbe Prinzip, welches wir für die Schiefstellung der Kernspindeln bei der Spiralfurchung geltend gemacht haben. Hiermit ist unser Erklärungsvermögen aber auch zu Ende.

Desgleichen wäre es müßig, die Frage zu erörtern, wie und wann sich die Spiralfurchung aus der radialen oder bilateralen Furchung entwickelt haben mag. Um darüber zu sprechen, müßte zuvörderst die Ursprünglichkeit jener andern Furchungstypen nachgewiesen werden, wozu uns leider jedwede Anhalte fehlen.

Im Zusammenhang damit steht auch die Frage zur Erörterung, ob es zwischen der Spiralfurchung und der Gestalt des fertigen Tieres Wechselbezüge gibt oder nicht? Kann die Richtung der Zellteilungen die Richtung der Schalendrehung beeinflussen? Von großer Bedeutung ist in dieser Hinsicht der Umstand, daß bei Anneliden aus einer spiralen Furchung ein streng bilateraler Organismus resultiert. Damit erscheint die Rolle der Spiralfurchung auf ihr eigentliches Gültigkeitsgebiet eingeschränkt. Bei den meisten Gasteropoden tritt der spiralige Furchungstypus, trotz der Asymmetrie der fertigen Schnecke, im Laufe der Entwicklung zugunsten der Bilateralität immer stärker zurück, um schließlich völlig verwischt zu werden. Die Gasteropodenlarven sind eben im frühen Trochophorastadium streng bilateralsymmetrische Organismen, die erst später mit der Ausbildung der Schalenanlage asymmetrisch werden.

HOLMES meint, daß ein Abhängigkeitsverhältnis zwischen der Spiralfurchung und der Schalendrehung auch dann bestehen könne, wenn es zu subtil wäre, um in den zwischenliegenden Stadien direkt nachgewiesen zu werden, wir möchten uns aber trotzdem gegen die Annahme einer kausalen Beziehung aus folgenden Rücksichten erklären.

Die Furchungsperiode ist in der Entwicklung eines Tieres ebenso gut eine Lebensphase wie die Zeit der Reife und wie uns die er-

worbene Metamorphose der Tiere lehrt, werden für jede Phase, je nach den Bedingungen, unter welchen sie verlaufen, besondere morphologische Eigenschaften herangezuchtet; dies muß folglich auch für die Furchungsform gelten. Es ist zweitens zu beachten, was den Autoren entgangen sein mag, daß zwischen den Drehungen der Zellteilungsebenen und der Gehäuse auch promorphologisch gar kein Zusammenhang existiert: ist ja die Spiralfurchung der Ausdruck eines streng symmetrischen Baues, welcher mit Asymmetrie gar nichts zu tun hat. Außerdem darf man nicht vergessen, daß die erste Spirale stets in entgegengesetzter Richtung angelegt wird, als die Schale gewunden ist, so daß z. B. dextral gewundene Schnecken ihre Furchung stets in laetropen Richtung einleiten.

Die Art und Weise, wie die Schalenwindung bei Schnecken entstanden sein mag, können wir an dieser Stelle unberücksichtigt lassen, wenn diese Darstellung mit einer Erörterung, die auf eine ausgedehnte, widerspruchsvolle Literatur Bezug zu nehmen hätte nicht verquiekt werden soll. Doch möchten wir das eine betonen, daß die Faktoren, die die Schalenwindung veranlaßt haben, welcher Art sie auch seien, nur die ausgeschlüpfte, freilebende Schnecke betreffen können und folglich auf den Verlauf der Furchung nur in einer höchst indirekten Weise rückwirken würden.

Es gibt unter dextralen Schnecken Arten, bei denen einzelne Individuen gelegentlich linksgewunden sind, dann solche, wo sinistrale Exemplare häufiger werden; ferner gibt es ausschließlich sinistrale Formen. Für einige solche sinistralen Formen wurde nun auch in der Spiralfurchung eine dem normalen Typus der dextralen Arten entgegengesetzte Richtung der Teilungsspindeln nachgewiesen und als »reversed cleavage« bezeichnet. Diese Erscheinung, die auf ein Abhängigkeitsverhältnis hinzudeuten scheint und verschiedene Auslegung erfahren hat, erklärt sich nach der Ansicht CONKLINS, ROBERTS, CASTEELS sehr einfach aus der Inversität im Bau der betreffenden Eizellen. Für den Grund der Inversität selbst fehlt uns ebenso wie für den Ursprung der individuellen Variabilität überhaupt, jede Erklärung. Phylogenetisch werden wir wohl richtig annehmen, daß es ursprünglich irrelevant war, ob die Eier normal oder invers waren und dextrale oder sinistrale Exemplare lieferten. Je nach der Art wurde bei der Naturauslese diese oder jene Richtung mehr begünstigt, so daß z. B. bei der Weinbergschnecke gegenwärtig die atavistische Inversität sich nur ausnahmsweise einstellt. In beiden Fällen bleibt die ontogenetische Prospektivität dieselbe, nur ist sie umgekehrt, so

daß sich auch sämtliche Entwicklungsstadien im entgegengesetzten Sinne ausbilden müssen. Ob zwischen der Furchung und dem Bau des Reifestadiums ein direkter oder gar kein Zusammenhang besteht, wäre sodann vollends gleichgültig.

Daß die Erklärung des Unterschiedes der Drehungsrichtungen durch Inversität plausibel ist, erhellt schließlich aus den zahlreichen Fällen, wo bei höheren Tieren z. B. bei Säugetieren oder beim Menschen Individuen mit strenger anatomischer Inversität vorkommen. Schließlich erinnern wir an jene Pflanzenarten, wie *Hibertia dentata* oder *Solanum dulcamara*, bei denen die Nutationsrichtung wechseln kann. Auch bei ihnen kann die entgegengesetzte Disposition im anatomischen Bau nur auf inversen Bau der Keimzelle zurückgeführt werden, zumal es auch sonst Pflanzenarten gibt, bei denen die Windung nach links vor sich geht und solche, welche konstant nach rechts winden.

#### 14. Allgemeine Betrachtungen über das sekundäre Mesoderm

[larvaler Mesoblast, Ectomesoblast, primäres Mesoderm (EISIG)].

In meiner vorläufigen Mitteilung ('97) habe ich diejenige Partie des Mesoderms von *Physa fontinalis*<sup>1</sup>, deren Ableitung vom dritten Quartett oben geschildert wurde, »sekundäres« Mesoderm genannt im Gegensatz zum »primären« oder Urmesoderm. Obwohl diese Bezeichnung aus theoretischen Rücksichten vermieden werden sollte, da man wohl noch nicht darüber einig ist, welche von den beiden Mesodermanlagen als sekundär anzusehen ist, so habe ich sie dennoch in dieser Arbeit beibehalten, weil sie sich bereits in der betreffenden Literatur ziemlich eingebürgert hat. Mit Bezug auf die Abstammung dürfte die von englischen Autoren gebrauchte Bezeichnung »Ectomesoblast« wohl am passendsten sein, wenngleich dieselbe auch nicht ganz korrekt ist.

Das bereits bei mehreren Mollusken und Anneliden nachgewiesene sekundäre Mesoderm entsteht ausschließlich aus der sogenannten Ectodermgeneration und liefert entweder nur larvale Organe (daher larvaler Mesoblast) oder aber auch definitive.

Die bisherigen Angaben über dessen Genese, Differenzierung und Endschicksale sind meistens noch sehr schwankend, so daß sich der Vergleich nur in engen Grenzen bewegen kann. Wir wollen

<sup>1</sup> Bei *Physa hypnorum* wird das sekundäre Mesoderm nach meinen Beobachtungen genau in derselben Weise gebildet, wie bei *Physa fontinalis*, unsre Ausführungen beziehen sich somit auf beide Arten.



denselben mit einer Form beginnen, die in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung *Physa* am nächsten steht, nämlich mit *Planorbis* (HOLMES). Es wurde schon oben darauf hingewiesen, daß es dieselben Mutterzellen sind, welche bei diesen Formen den Ausgangspunkt der Entwicklung des sekundären Mesoderms bilden, ferner daß ihre erste und zweite Teilung ebenfalls in ganz übereinstimmender Weise verläuft und erst bei den weiteren Teilungen sich ein scheinbar wesentlicher Unterschied einstellt. Wir müssen, bevor wir diesen klarlegen, den Leser darauf aufmerksam machen, daß HOLMES die vorderen Quadranten mit *b* und *c* anstatt wie wir mit *a* und *b* bezeichnet hat, was bereits bei der Darstellung der zweiten Furchung eingehend erörtert wurde. Dasselbst S. 523–527 ist auch die irrtümliche Bezeichnung dieser beiden Quartette in meiner vorläufigen Mitteilung berichtigt worden.

Die Differenzen zwischen *Physa* und *Planorbis* bestehen einzig und allein darin, daß bei der ersteren die paarigen Stammzellen  $3a^{21}$ ,  $3b^{21}$  und  $3a^{22}$ ,  $3b^{22}$  vor ihrer definitiven Umwandlung in reine Mesoblasten je zwei Mikromeren abgeben, die an der Bildung des Mesoderms gar nicht teilnehmen, sondern sich der Entodermplatte zugesellen, während dieselben vier Zellen bei *Planorbis* (von HOLMES mit  $3b^{21}$ ,  $3b^{22}$  und  $3c^{21}$ ,  $3c^{22}$  bezeichnet) nur je eine Mikromere abschnüren, worauf sie sogleich in die Furchungshöhle einsinken und sich dort in acht äquale Mesodermzellen teilen. Wenn man diese letzteren in der Fig. 50, Taf. XXI, bei HOLMES und in unsrer Fig. 50 vergleicht, so kann man angesichts ihrer vollkommen identischen Lage und Gruppierung gar nicht in Zweifel sein, daß es ganz homologe Zellen sind. HOLMES macht jedoch ihre Homologie davon abhängig, ob unser zweites Mikromerenpaar, über dessen Endschiedsal meine vorläufige Mitteilung keine Angabe enthält, sich auch an der Bildung des sekundären Mesoderms beteiligt. Diese Voraussetzung ist aber absolut ausgeschlossen<sup>1</sup>. Dessenungeachtet halten wir an der Homologie des sekundären Mesoderms bei den beiden Formen fest, denn wir stützen dieselbe lediglich auf die Identität der Mutterzellen und erachten den Umstand, daß sie behufs ihrer Sonderung in dem einen Falle eine zweimalige (*Physa*), in dem andern eine einmalige (*Planorbis*), inäquale Teilung durchmachen, als ganz nebensächlich. Übrigens hat uns die Vergleichung der betreffenden Figuren in HOLMES' Arbeit

<sup>1</sup> Sie verbleiben an der Oberfläche und werden bei der Gastrulation mit der Entodermplatte eingestülpt. Über ihre Endschiedsale wird im Kapitel »Enddarm« gehandelt.

wegen ihrer mangelhaften, zum Teil auch unrichtigen Bezeichnung keine ganz sicheren Anhaltspunkte zum strengen Vergleich gewährt, vielmehr die Vermutung nahe gelegt, daß dieser Autor möglicherweise die Abgabe des für *Physa* charakteristischen zweiten Mikromerenpaares übersehen haben mochte. Sollte dieselbe begründet sein, alsdann würde auch die weitere Differenzierung der Ectomesoblasten beider Formen ebenso überraschend ähnlich sein, wie in den Anfangsphasen, wenn nicht ganz identisch<sup>1</sup>.

Ob bei *Planorbis* (RABL) ebenfalls ein sekundäres Mesoderm ausgebildet wird, kann man aus dem Texte nicht erfahren, wir halten es jedoch bei der sonstigen Übereinstimmung, welche diese Form mit *Physa* und *Planorbis* (HOLMES) zeigt, für höchst wahrscheinlich, zumal wir dafür in RABLS Fig. 22B, 23B und 27, in denen vor der Nierenzelle ein reich entwickeltes Mesoderm eingezeichnet ist (welches von den Mesodermzellen nicht herkommen kann), eine kräftige Stütze finden.

Außer den besprochenen Formen gibt es unter den Mollusken keine andern, bei denen das sekundäre Mesoderm aus dem dritten Quartett abgeleitet wäre, dafür aber unter den Würmern. Bei *Podarke* (TREADWELL, '01) und *Thalassema* (TORREY, '03) geht es sogar aus drei Quadranten dieses Quartetts hervor, namentlich bei der ersteren Form aus  $3a^{222}$ ,  $3c^{212}$ ,  $3d^{222}$ , bei der zweiten aus  $3a^{222}$ ,  $3c^{2121}$ ,  $3d^{2221}$ . Merkwürdigerweise ist die Anlage in der vorderen Keimbälfte unpaar. Sie differenziert sich bei beiden Formen nach demselben Typus, wie die entsprechende Mutterzelle bei *Physa*, jedoch ist sie der letzteren nicht homolog, sondern einer winzigen Mikromere, die sich an der Bildung des Mesoderms gar nicht beteiligt, sondern ihre Mutterzelle  $3a^{221}$ . Aus der Darstellung TORREYS ist es schwer zu entnehmen, welche Schicksale die einzelnen Descendenten von  $3a^{222}$  haben, ob sie nämlich auch zum Teil im Ectoderm verbleiben.

Die beiden hinteren Stammzellen dürften sich, nach TORREYS Fig. 21–24 zu schließen, nicht ganz harmonisch differenzieren, denn die Progenitur von  $3d$  scheint viel stärker als diejenige von  $3c$  zu

<sup>1</sup> Nachdem dieser Absatz abgefaßt worden ist, erschien die Arbeit CASTEELS ('04) über *Fiona marina* (Nudibranchier), bei der die Entwicklung des sekundären Mesoderms vollkommen identisch mit *Physa* verläuft. Indem CASTEEL diese Identität hervorhebt, zeigt er auch an einem Schema, daß die Verhältnisse bei *Planorbis* (HOLMES) bis auf den oben auseinandergesetzten Unterschied bei diesen beiden Formen übereinstimmend sind.

sein. Wie sich eigentlich die Sache verhält, läßt sich aus den nicht ganz klaren Figuren und der kurzen Darstellung jenes Autors nicht entnehmen und es erheben sich auch einige Zweifel über die Richtigkeit seiner Signifizierung.

Nach vollendeter Differenzierung sinken die nunmehr reinen Ectomesoblasten in die Furchungshöhle ein, schließen sich unmittelbar den beiden Mesodermzellen an, teilen sich alsbald teloblastisch, wobei die kleinen Tochterzellen in der Richtung gegen die letzteren zu abgeschnürt werden. Sie verhalten sich also in jeder Beziehung wie die äußeren Makromeren des Urmesoderms bei *Physa* und müßten ohne weiteres mit denselben identifiziert werden, wenn uns TORREY nicht versichern würde, daß ihre Descendenz mit aller Sorgfalt ermittelt worden ist.

Dasselbe Verhalten wie bei *Thalassema* sollen nach TORREY die beiden hinteren Ectomesoblasten bei *Podarke* (TREADWELL) zeigen, was um so mehr auffällt, als diese andern Mutterzellen entstammen. Überhaupt ist mit Rücksicht auf den letzteren Umstand schwer zu verstehen, inwiefern die Differenzierung des Mesoderms bei den genannten Arten übereinstimmen kann, was aber doch nach TORREY der Fall sein soll.

Die Abkömmlinge der beiden hinteren Ectomesoblasten liefern bei *Thalassema* fast das ganze Mesenchym der posttrochalen Region, während sie selbst einen Teil der Magen- und Oesophaguskulatur bilden.

Die Befunde TREADWELLS und TORREYS, nach denen das sekundäre Mesoderm auch den hinteren Quadranten des dritten Quartetts entstammt, werfen einiges Licht auf die Verhältnisse bei *Physa*, bei der, wie an entsprechender Stelle hervorgehoben wurde, die beiden hinteren Quadranten dieses Quartetts sich in ihrer Sonderung den beiden vorderen auffallend ähnlich verhalten, trotzdem sie kein sekundäres Mesoderm liefern. Wir möchten darin einen Hinweis auf ihre phylogenetische Rolle erblicken, da offenbar bei den Anneliden die ursprünglicheren Verhältnisse erhalten blieben.

In bezug auf den Ursprung des sekundären Mesoderms beansprucht *Thalassema* aus dem Grunde eine Sonderstellung unter den Anneliden und Mollusken, weil sich bei ihr außer den drei Quadranten des dritten Quartetts noch das erste Quartett einen bedeutenden Teil desselben liefert. Namentlich sinken gar sieben Zellen dieses Quartetts in die Furchungshöhle ein und werden zu Mesenchymzellen. Da das Einsinken erst auf sehr vorgerückten Furchungs-

stadien erfolgt, so konnte ihre Descendenz nicht exakt verfolgt werden, so daß TORREY nur die Gegend und die Quadrante anzugeben imstande ist, von denen die betreffenden Zellen herkommen. Es sind namentlich die Zellen *a* und *c* in der »intergirdle region«, welche unmittelbar oberhalb des Prototrochs liegen, ferner zwei in den Kreuzarmen *b* und *c* und eine in der Front der Apicalplatte; über den Rest finden wir keine näheren Angaben.

Ansichts des Umstandes, daß außer den genannten sieben Zellen noch 16 andre in die Furchungshöhle gelangen, welche aber von den Entodermzellen aufgezehrt werden, muß das Verhalten des Ectoderms bei *Thalassema* als eine höchst sonderbare Eigentümlichkeit angesehen werden, da derzeit ein solches bei keiner andern Form beobachtet wurde.

Um seine Befunde nicht ganz unvermittelt erscheinen zu lassen, zieht TORREY einige ältere Beobachtungen zum Vergleiche heran; namentlich diejenigen KLEINENBERGS ('86) und MEYERS, nach denen die neuro-muskularen Elemente von *Lepadorrhynchus* aus der Prätrochalregion ihren Ursprung nehmen, ferner diejenigen SCHIMKEWITSCHS ('93), welcher einen Teil des Mesenchyms bei *Dinophilus* durch Immigration der Ectodermzellen aus der vorderen Partie des Embryos entstehen läßt. Mit diesen ziemlich unbestimmt lautenden Angaben über die Genese dieser Zellen, so wie über ihre Endschicksale sind die Verhältnisse bei *Thalassema* bei weitem nicht aufgeklärt.

Den oben besprochenen Formen, bei denen das sekundäre Mesoderm entweder bloß aus zwei oder aus drei Quadranten des dritten Quartetts hervorgeht, schließen sich zwei Molluskenspecies an, bei denen es aus dem zweiten Quartett abgeleitet wird, namentlich *Unio* (LILLIE, '95) und *Crepidula* (CONKLIN, '97). Bei der ersteren Form entstammt es einer einzigen Zelle  $2a^2$  ( $2a$  nach LILLIE), deren Abkömmlinge die larvale Muskulatur des Glochidiums bilden, bei der zweiten drei Zellen  $2a$ ,  $2b$ ,  $2c$ , deren Differenzierung jedoch nicht näher ermittelt werden konnte. CONKLIN betrachtet diesen Teil des Mesoderms als einen »larvalen Mesoblast«.

Hiermit wäre nun die Zahl derjenigen Formen erschöpft, bei denen man den Ursprung des sekundären Mesoderms bis auf einzelne Stammzellen zurückverfolgen konnte. Zu diesen kämen noch mehrere Arten hinzu, bei denen zwar die Beteiligung der Ectodermgeneration an der Bildung des Mesoderms mit einiger Sicherheit nachgewiesen wurde, ohne daß es dabei gelungen wäre, die betreffenden Vorgänge im einzelnen zu verfolgen. In diese Kategorie gehören nach der

Zusammenstellung TORREYS und anderer Autoren folgende Formen: *Aricia* (WILSON, '89), *Dreissensia* (MEISENHEIMER, '00), *Cyclas* (ZIEGLER '85), *Pisidium* (LANKESTER, '75), *Pholas* (SIGERFOOS, '95), *Patella* (PATTEN, '86), *Paludina* (ERLANGER, '91). Schließlich dürfte ein Teil des Mesenchyms auch bei folgenden Formen einen ectodermalen Ursprung haben: bei *Teredo* (GOETTE), *Anodonta* (SCHIERHOLZ), *Astraea* (HORST), *Eupommatus* (HATSCHKE) und nach unsrer Meinung auch bei *Planorbis* (RABL, '79). Zum obigen Verzeichnis müssen wir bemerken, daß es sich zum großen Teil bloß auf Vermutungen stützt. Wenn wir aber auch von allen zweifelhaften Fällen ganz absehen, so ist die Zahl der bisher sicher nachgewiesenen vollkommen ausreichend, um die Überzeugung aussprechen zu können, daß der doppelte Ursprung des Mesoderms eine unter den Anneliden und Mollusken weit verbreitete Erscheinung ist.

Es erübrigt uns noch einiger extremen Fälle zu gedenken. Zu diesen gehört *Limax*, bei dem nach KOFOID und MEISENHEIMER gar kein sekundäres Mesoderm gebildet wird, desgleichen *Trochus*, bei welchem ROBERT<sup>1</sup> bis zum Stadium von 228 Zellen keine Einwanderung von Ectodermzellen in die Furchungshöhle feststellen konnte, ferner *Siphonaria* und *Aplysia*, bei denen FUJITA ('04) ebenfalls kein sekundäres Mesoderm finden konnte. Außerdem gehört in diese Kategorie eine ganze Reihe von Formen, deren Entwicklung in einer Zeit studiert wurde, in der die Existenz eines sekundären Mesoderms nicht einmal geahnt wurde.

Im direkten Gegensatze zu den erwähnten Formen, bei denen das ganze Mesoderm sich aus 4*d* ausbildet, steht *Paludina*, bei der nach TÖNNIGES nur ein sekundäres Mesoderm zur Ausbildung gelangt. Es entsteht durch Auswanderung von Ectodermzellen längs des Verschußrandes des Blastoporus. Die Angaben dieses Beobachters sind von CARAZZI und andern Autoren einer scharfen Kritik unterzogen worden, die berechtigt zu sein scheint. Denn es ist sehr unwahrscheinlich, daß bei *Paludina* die Entwicklung des Mesoderms aus 4*d* gänzlich unterbleiben sollte. Diese Form scheint in bezug auf die Mesodermbildung recht interessant zu sein, sobald ERLANGER ('91) zu

<sup>1</sup> In einer soeben publizierten Nachuntersuchung ('04) über das Mesoderm von *Trochus* nimmt ROBERT seine obige Angabe zurück und behauptet, daß doch am genannten Stadium ein sekundäres Mesoderm, wahrscheinlich aus 3*c* und 3*d* gebildet wird. Leider sind die betreffenden Beobachtungen noch immer sehr mangelhaft und schwankend.

ganz widersprechenden Resultaten gelangte. Wie bei *Paludina* fehlt das Urmesoderm auch bei *Bythinia* (P. SARASIN).

Viel schwieriger sind die Pädoblasten EISIGS ('98) bei *Capitella* zu deuten, wenngleich sie bereits vielfach verglichen und gedeutet wurden. Nach unsrer Ansicht läßt sich zurzeit ein strenger Vergleich gar nicht durchführen, bis die Angaben EISIGS durch erneute Beobachtungen bekräftigt werden.

Die Ergebnisse der bisherigen spärlichen Beobachtungen über das sekundäre Mesoderm können im folgenden kurz zusammengefaßt werden.

1) Es entwickelt sich ganz unabhängig vom primären Mesoderm stets aus der sogenannten »Ectodermgeneration« und zwar bei den Mollusken und Anneliden ausnahmslos aus der zweiten oder dritten, bei den Gephyreen (*Thalassema*, TORREY) auch aus der ersten Generation.

2) Die Stammzellen des sekundären Mesoderms können beliebigen Quadranten entstammen, jedoch nehmen sie, *Thalassema* ausgenommen, stets von einem einzigen Quartett ihren Ursprung.

3) Ihre Differenzierung erfolgt öfters unter Abgabe von kleinen, chromatinreichen Zellen, welche sich unmittelbar an die Entodermplatte anschließen (*Physa fontinalis* et *hypnorum*), *Fiona* (CASTEEL), *Planorbis* (HOLMES), *Thalassema* (TORREY).

4) Das sekundäre Mesoderm wird entweder ausschließlich zum Aufbau von larvalen Organen verwendet oder es entstehen aus ihm auch zum Teil definitive Organe, oder ausschließlich die letzteren.

5) Es entwickelt sich in einigen Fällen viel später als das primäre Mesoderm, z. B. bei *Trochus*, in andern mit demselben im gleichen Tempo: *Physa*, *Fiona*, *Planorbis* (HOLMES).

Für die Beurteilung der Beziehung zwischen dem primären und sekundären Mesoderm geben die Befunde bei *Physa* sehr wichtige Anhaltspunkte. Es stellt sich nämlich aus denselben heraus, daß ein unzweifelhaft larvales Organ, die Urniere, nicht dem sekundären, sondern dem primären Mesoderm entstammt. Ferner liefert das erstere ausschließlich definitives Muskel- und Bindegewebe und spielt beim Aufbau des Embryos eine bedeutend wichtigere Rolle als das letztere, aus dem neben der Urniere noch die definitive Niere und wahrscheinlich auch das Herz und die Gonaden ihren Ursprung nehmen.

Mit Rücksicht auf diese Befunde, sowie auf den Umstand, daß

das sekundäre Mesoderm bei andern Formen sowohl larvale als auch definitive Muskulatur liefert, läßt sich ein Gegensatz zwischen einem larvalen und definitiven Mesoderm nicht länger aufrecht halten.

### 15. Vergleichende Betrachtungen über das primäre Mesoderm.

Das sog. »primäre Mesoderm« der Mollusken, Anneliden und Polycladen ist in der neueren Literatur bereits so oft und eingehend vergleichend besprochen worden, daß wir es kaum nötig haben das ganze Tatsachenmaterial bis ins kleinste Detail nochmals vorzuführen. Dies wäre schon aus dem Grunde ganz überflüssig, da neulich ROBERT ('03) in seiner *Trochus*-Arbeit die Furchungstabellen von 18 Mollusken, fünf Anneliden und einer Turbellarie zusammengestellt hat, welchen die das Mesoderm betreffenden Daten entnommen werden können. Angesichts dieser sehr dankenswerten Zusammenstellung halten wir es ebenfalls für überflüssig unsre vergleichenden Furchungstabellen beizufügen.

Die bereits von früheren Autoren betonte Übereinstimmung in der Ausbildung des Mesoderms bei den Mollusken und Anneliden wird durch die von Tag zu Tag sich mehrenden neuen Arbeiten im vollen Maße bestätigt. Es stellt sich zunächst heraus, daß das primäre Mesoderm stets aus einer und derselben Zelle, d. i. aus der hinteren linken, ausnahmsweise rechten (bei der »reversal cleavage«) Makromere  $3D$  entspringt, daß diese Zelle öfters schon am Stadium von vier Blastomeren sich durch ihre Größe und öfters durch ihr Verhalten von den drei übrigen unterscheidet<sup>1</sup>.

Diese Stammzelle des Mesoderms differenziert sich ferner ganz allgemein in einen entodermalen Descendenten  $4D$ , welcher ohne Rücksicht auf seine Größe als Makromere bezeichnet wird und in einen mesodermalen  $4d$  ( $M$ ), welcher gewöhnlich Urmesoderm genannt wird. Es treten bei dieser Teilung zwei Modifikationen auf: entweder ist  $4d > 4D$ , was bei der Mehrzahl der bisher untersuchten Formen der Fall ist, oder  $4d < 4D$ , wie bei *Fulgur*, *Bythinia*, *Neritina*, *Ilyanassa*, *Crepidula*, *Siphonaria* und *Aplysia* (FUJITA '04) unter den Mollusken, und bei *Nereis limbata*, *Capitella capitata*, *Podarke obscura* und *Thalassema* unter den Anneliden. Ob der Größenunterschied zwischen den beiden Teilprodukten ausschließlich von der Quantität des Dotters abhängig ist, läßt sich vorläufig nicht ent-

<sup>1</sup> Der Zeitpunkt, an dem die Differenzierung des primären Mesoderms beginnt, ist recht verschieden, er schwankt zwischen 28 und 50 Zellen, ausnahmsweise beginnt dieselbe bei 89 Zellen (*Trochus*) oder bei 113 (*Ischnochiton*).

scheiden, da z. B. bei *Umbrella*, *Aplysia* usw.  $4d > 4D$ , trotzdem das Ei dieser Formen dotterreich ist. Es mögen hier also doch außer dem Dotter noch andre Faktoren den Teilungsmodus beeinflussen.

Nach ihrer Abtrennung macht die Urmesodermzelle ganz allgemein eine äquale Bilateralteilung durch; die Schwesterzellen ( $M_1$ )  $4d^1$  und ( $M_2$ )  $4d^2$  führen in den meisten Fällen noch fremde Bestandteile, welche sei es schon bei der nächsten, sei es erst bei den folgenden Teilungen gänzlich abgesondert werden. Mit Rücksicht auf diesen Umstand pflegt die Bezeichnung des paarigen Urmesoderms, sowie seiner späteren Derivate eine sehr verschiedene zu sein<sup>1</sup>.

Auf die Bilateralteilung, die in einzelnen Fällen einen spiraligen Charakter haben kann, *Trochus* (ROBERT), *Crepidula* (CONKLIN), folgt fast allgemein eine inäquale, ausnahmsweise eine subäquale Teilung (*Chlymenella*, *Crepidula*). Die Abgabe der Tochterzellen  $4d^{11}$  und  $4d^{21}$  ( $m_1$ ,  $e_1$ ,  $E$ ) erfolgt entweder in der Richtung nach vorn und oben, gegen das Centrum des Keimes oder nach vorn und unten oder aber nach hinten und unten gegen die Blastoporuslippen zu, welcher Gegensatz in der Teilungsrichtung nach der Ansicht einiger Autoren von der Lage der in Teilung begriffenen Zellen abhängen soll. Die kleinen, beziehungsweise gleich großen Tochterzellen sollen nämlich dann nach vorn abgegeben werden, wenn die Teilung in der Furchungshöhle stattfindet, sonst nach hinten und unten, beziehungsweise nach vorn und unten, wie es bei *Physa* der Fall ist.

Auch diese inäquale Teilung erfolgt ausnahmsweise nach dem Spiraltypus (*Dreissensia*). Bei *Physa* könnte man sie der Lage der Teilspindeln nach gleichfalls als spiralig auffassen, wir beurteilen aber den Teilungsmodus nicht nach der Lage der Spindel, sondern nach der definitiven Lage der Teilprodukte.

Es mag schon an dieser Stelle hervorgehoben werden, daß die ersten Teilprodukte des paarigen Mesoderms, ihrer verschiedenen Größe, Lage und Prospektivität halber zu verschiedenen Kontroversen Anlaß gegeben haben, worauf schon ihre verschiedene Signifizierung hinweist.

Der weitere Sonderungsprozeß des Urmesoderms verläuft nicht mehr in derselben typischen Weise, wie in den Anfangsphasen, es

<sup>1</sup> Es werden nämlich die beiden Urmesodermzellen selbst bald mit  $M$ , bald mit  $M_1$ ,  $M_2$ , bald mit  $ME$ , und ihre ersten kleinen Tochterzellen mit  $e$ ,  $en$ ,  $E$  oder  $m$ ,  $m_1$  usw. bezeichnet, je nachdem die letzteren zur Ausbildung der entodermalen oder mesenchymatischen Organe beitragen.



lassen sich somit nur in beschränkten Formenkreisen noch einige gemeinschaftliche Züge aufweisen. Für mehrere Gasteropoden können wir noch eine äquale oder subäquale Teilung des Urmesoderms als Regel betrachten. Es treten aber auch in dieser Gruppe öfters schon bei den nächsten Teilungen bedeutende Differenzen auf, deren Beurteilung der Umstand erschwert, daß die weitere Descendenz nur in seltenen Fällen mit gewünschter Sorgfalt beobachtet wurde, und meistens über die Endsicksale einzelner Elemente der Keimstreifen nur unzulängliche oder keine Angaben vorliegen, so daß eine bis ins einzelne gehende Homologisierung sich vorwiegend auf Vermutungen stützen kann. Wir wollen dessenungeachtet einige Beispiele zum Vergleiche herausgreifen, um an denselben zu zeigen, inwieweit sich sichere Homologieschlüsse ziehen lassen.

Den Verhältnissen bei *Physa*, welche wir unserm Vergleich zugrunde legen, stehen wohl am nächsten diejenigen bei *Planorbis* (RABL, '79). Wenn auch die diesbezüglichen Beobachtungen RABLS nicht ganz vollständig sind, so können wir doch sowohl aus seinen im allgemeinen trefflichen Figuren, als auch aus seinen Angaben über das Endsicksal einzelner Teile der Mesodermstreifen, insbesondere aber aus der Konfiguration der letzteren schließen, daß die Entwicklung des Urmesoderms bei beiden Formen vollkommen übereinstimmend verläuft. Die Unterschiede in der Ausbildung der Mesodermstreifen betreffen in erster Linie die Mikromeren, deren RABL bloß drei Paare erwähnt und alle drei von den medianen Makromeren ableitet. Es ergibt sich aber aus dessen Figuren 18A und 18B, daß die mit  $m_1$  und  $m_2$  bezeichneten Mikromeren nicht den medianen, sondern den seitlichen (vorderen) Makromeren angehören, ferner daß er das erste, unserm  $m_1$  entsprechende Paar übersehen hat. Daß letzteres bei *Planorbis* ebenfalls gebildet wird, folgt aus einer Arbeit RABLS: »Über den pedicle of invagination« usw. ('80), in welcher, wie dies beim Darmkanal näher erörtert wird, ein solider Strang in unmittelbarer Nähe der medianen Makromeren beschrieben wird, der zweifellos aus den Descendenten von  $m_1 m_1$  ( $e$  und  $E$  anderer Autoren) entsteht.

Die Makromeren des primären Mesoderms sind bei *Physa* und *Planorbis* sowohl ihrer Zahl und Lage als auch ihrer Prospektivität nach ganz sicher homolog. Es werden nämlich die vier vorderen bei beiden Formen zum Aufbau der Urnieren verwendet, während die zwei hinteren zum Aufbau der bleibenden Nieren, des Herzens und des Pericards verwendet werden.

Bedeutend schwieriger gestaltet sich der Vergleich mit *Planorbis trivolvis* (HOLMES, '00), wemngleich die Zelldescendenz bei dieser Form eingehender studiert wurde. Die Anfangsstadien sind zweifellos mit denjenigen bei *Physa* identisch, es treten aber später Differenzen auf, über welche wir kein begründetes Urteil abgeben können, da HOLMES' Darstellung sich bloß auf zwei Figuren (49 und 50) stützt, in denen die fraglichen Punkte gerade unberücksichtigt geblieben sind. Da ferner über die Endschicksale einzelner Bestandteile des Mesoderms von *Pl. trivolvis* gar keine Angaben vorliegen, so fehlen eigentlich für die Homologisierung die Hauptgrundlagen. Wir können nur, gestützt auf die Äußerung HOLMES', daß die Entwicklung des Mesoderms bei den beiden *Planorbis*-Arten, d. i. *trivolvis* (HOLMES) und *marginatus* (RABL), in derselben Weise vor sich geht, sowie auf die Übereinstimmung des ganzen Furchungsprozesses bei *Planorbis trivolvis* und *Physa*, wohl mit einigem Recht folgern, daß die Entwicklung des Urmesoderms bei allen drei Formen in ganz übereinstimmender Weise verläuft und daß allem Anscheine nach die fertigen Mesodermstreifen vollkommen homolog sind.

Bei weitem festere Anhaltspunkte für einen eingehenden Vergleich finden wir in der *Umbrella*-Arbeit HEYMONS ('93). Die fertigen Mesodermstreifen bieten bei *Umbrella* ein ganz analoges Bild mit demjenigen bei *Physa*. Ihre Ausbildung verläuft aber in etwas verschiedener Weise. Zunächst wird das erste Mikromerenpaar  $m$  bei *Umbrella* nach vorn und oben gegen die Furchungshöhle zu abgeschnürt, dagegen bei *Physa* nach vorn und unten. Dieser Unterschied ist aber nebensächlich, da er sich bei *Physa* auf späteren Stadien durch Umlagerung ausgleicht. Wichtiger wäre der Umstand, daß die dritte Teilung (in Makromeren) eine entgegengesetzte ist; da aber bei *Umbrella* die vorderen Makromeren später nach rückwärts und die hinteren seitwärts zu liegen kommen, so wird damit die völlige Übereinstimmung mit *Physa* hergestellt. In der Abschnürung der nächsten zwei Mikromerenpaare herrscht wieder bis auf die Größe und die entgegengesetzte Teilungsrichtung eine volle Übereinstimmung. Die Teilung von  $M_1 M_1$ , welche derjenigen unserer äußeren Makromeren entspricht, ist bei beiden Formen inäqual und haben die kleineren Schwesterzellen genau dieselbe Lage, so daß wir die Zellen  $m^{11}$ ,  $m^{11}$  den Zellen  $m_3$  bei *Physa* gleichsetzen können. Ähnliche analoge Erscheinungen finden wir auch in der weiteren Sonderung des Mesoderms bei beiden Formen. Die Aufeinanderfolge und die Richtung der Teilungen bietet zwar einige auffallende

Differenzen, welche wir aber aus dem Grunde für nebensächlich halten, weil wir es aus eigener Erfahrung wissen und HEYMONS ebenfalls gesteht, daß eine strikte Bestimmung der Aufeinanderfolge der Teilungen an vorgerückten Stadien ungemein erschwert ist, so daß Verwechslungen sehr leicht unterlaufen können.

Die Hauptmomente, auf welche sich unsre Homologieschlüsse stützen, beruhen auf der Vergleichen der fertigen Keimstreifen, deren Gliederung bei beiden Formen auffallende Übereinstimmung zeigt, ferner auf dem Umstande, daß die Differenzierung des Mesoderms derselben unter Abgabe von vielen Mikromeren vor sich geht, die in Überzahl den mittleren Makromeren angehören, schließlich auf dem Verhalten des ersten Paares derselben  $m$  ( $m_1$ ), welches bei beiden Formen zwischen die auseinanderweichenden medianen Makromeren zu liegen kommt und allem Anscheine nach bei *Umbrella* in derselben Beziehung zum Enddarm steht, wie bei *Physa*.

Wir kommen auf den letzteren Punkt bei Besprechung der Entwicklung des Enddarmes eingehend zurück, hier mag nur bemerkt werden, daß das Mesoderm von *Umbrella* allem Anscheine nach ebenfalls entodermale Elemente enthält und somit auch in dieser Beziehung demjenigen von *Physa* homolog ist.

Nachdem wir die Entwicklung des Mesoderms bei drei Pulmonaten und einem Opisthobranchier vergleichend betrachtet und die unsichere Grundlage für Homologieschlüsse kennen gelernt haben, wenden wir uns zu andern Gruppen.

Unter den Prosobranchiern ist neulich die Zelldescendenz bei zwei Repräsentanten eingehend untersucht worden: bei *Trochus* von ROBERT und bei *Crepidula* von CONKLIN. Über die Befunde bei der ersteren Form können wir uns ganz kurz fassen, da ROBERT nur die ersten Entwicklungsphasen mit der gewünschten Sorgfalt verfolgt hat, über die späteren aber nur mutmaßliche Angaben macht, welche um so weniger zum Vergleich herangezogen werden können, als jegliche Beobachtungen über das Endschicksal einzelner Elemente fehlen. Gestützt auf die von ROBERT sichergestellten Tatsachen, können wir wohl annehmen, daß die Anfangsphasen der Entwicklung des Mesoderms bei *Trochus* nach der allgemein gültigen Norm verlaufen. Über die Mikromeren gibt weder der Text noch die Abbildungen einen näheren Aufschluß, wir erfahren nur, daß im ganzen zehn derselben gebildet werden, welche, aus der Textfigur 21 zu schließen, den medianen Makromeren entstammen möchten, wiewohl der Verfasser selbst ein Paar derselben von den äußeren Makromeren ableitet.

Sollte die Vermutung ROBERTS, daß sich die äußeren, bzw. oberen Makromeren äqual teilen, begründet sein, alsdann würde in der späteren Entwicklung der Mesodermstreifen noch ein gemeinschaftlicher Zug vorkommen.

Nach dessen Dafürhalten dürfte die Ausbildung des Mesoderms bei *Trochus* noch am ehesten mit derjenigen bei *Umbrella* in Parallele gebracht werden können. Angesichts der oben angedeuteten Mängel in seinen Beobachtungen läßt sich wohl kaum etwas für oder dagegen vorbringen. Die Schwierigkeiten, welche sich der Homologisierung entgegenstellen, hat ROBERT selbst eingesehen, sie betreffen die entgegengesetzte Lage der kleineren Derivate von  $4d^{12}$  und  $4d^{22}$  bei *Umbrella*, jedoch sind gerade diese Differenzen nach unsern obigen Ausführungen nebensächlich.

Angenommen, daß sonst die Beziehungen zwischen dem Mesoderm von *Trochus* und von *Umbrella* sehr nahe sind, wie dies ROBERT vermutet, dürften dieselben auch zwischen dem Mesoderm von *Physa* und *Trochus* bestehen, was wir für sehr wahrscheinlich erachten zu können glauben, nachdem es sich aus unserm Vergleich ergeben hat, daß sie zwischen der ersteren Art und *Umbrella* tatsächlich bestehen<sup>1</sup>.

Die Sonderung des Mesoderms bei *Crepidula*, dem zweiten Repräsentanten der Prosobranchier, wurde bekanntlich von CONKLIN in einer so vorzüglichen Weise beobachtet und so klar in Wort und Bild dargestellt, daß jedwede Zweifel an der Richtigkeit seiner Beobachtungen ausgeschlossen sind.

Wir entnehmen der Darstellung dieses Forschers das wichtige Zugeständnis, daß die Differenzierung des Mesoderms bei *Crepidula* so sehr von der allgemein gültigen Norm abweicht, daß man sie als ein Unicum im Molluskenkreise betrachten möchte. Die auffallendsten Eigentümlichkeiten beständen im folgenden: zunächst ist die Teilung der regelrecht gebildeten Urmesodermzellen  $4d^1$  und  $4d^2$  äqual, statt inäqual; die nach hinten abgeschnürten Tochterzellen  $E^1$  und  $E^2$  sind die »primären Enteroblasten« CONKLINS. Die darauf folgende inäquale Teilung der Mutterzellen führt zur Sonderung der »primären

<sup>1</sup> In seiner Nachuntersuchung ('04) gibt ROBERT eine mehr erschöpfende Übersicht der Entwicklung von  $4d$ , welche unsre Vermutungen zum Teil bestätigt. Der Differenzierungsprozeß verläuft bei *Trochus* im allgemeinen in derselben Weise wie bei *Physa*. Die äußeren Makromeren erzeugen aber bei dem ersteren vor ihrer äqualen Teilung nur ein Mikromerenpaar ( $e$ ) statt zwei; das letztere entspricht unserm  $m_3$ .

Mesoblasten« ( $m_1 m_2$ ), es folgt nun eine abermals äquale Teilung, bei welcher das zweite Paar von Enteroblasten  $e^1$  und  $e^2$  die »sekundären Enteroblasten« abgesondert werden, deren Mutterzellen nunmehr reine Teloblasten des Mesoderms bilden. Das Ungewöhnliche in diesem Differenzierungsmodus liegt eigentlich hauptsächlich darin, daß die primären Enteroblasten eine bedeutende Größe haben, ferner, daß die sekundären Enteroblasten erst nach der Ausbildung der primären Mesoblasten abgesondert werden, kurz gefaßt, es erfolgt die Sonderung fremder Bestandteile nicht gleich bei der zweiten Teilung, sondern erst bei der vierten, welcher Befund zwar sehr überraschend ist, jedoch nicht isoliert dasteht, da die späte Sonderung fremder Bestandteile auch bei andern Formen vorkommt.

CONKLIN sucht die Verhältnisse bei *Crepidula* mit denen bei *Umbrella* (HEYMONS) in Einklang zu bringen, wobei er sich gezwungen sieht anzunehmen, daß bei der letzteren Form die Teilungsordnung umgekehrt ist, indem zunächst zwei Mikromeren nach vorn abgegeben werden und erst darauf eine äquale Teilung der Mutterzellen folgt, während bei *Crepidula* gerade das Gegenteil stattfindet.

Gegen diese Auffassung CONKLINS erklärt sich ROBERT ('03), indem er annimmt, daß die primären Enteroblasten von *Crepidula*, trotz ihrer ungewöhnlichen Größe und rückwärtigen Lage, dennoch dem ersten Mikromerenpaare bei *Trochus* und allen denjenigen Formen entsprechen dürften, bei denen die analogen Teilprodukte ebenfalls nach hinten abgeschnürt werden. Die Größe der Enteroblasten dürfte an und für sich ihrer Homologisierung mit den Zellen  $m$  andrer Formen keine Schwierigkeiten bereiten, da dieselbe bekanntlich sehr verschieden sein kann, die Lage ist dabei insofern nicht maßgebend, als sie an späteren Stadien sich ändern kann. Wir sind somit besonders nach unsern Beobachtungen an *Physa* mit ROBERT darüber einig, daß die Enteroblasten von *Crepidula* dem ersten Mikromerenpaare ( $m$ ) von *Physa*, *Trochus* usw. homolog sein dürften. Ob aber die primären Mesoblasten derselben Form, d. i.  $m_1$  und  $m_2$  den Zellen  $4d^{121}$  und  $4d^{221}$ , desgleichen die sekundären Enteroblasten  $e_1$  und  $e_2$  den Zellen  $4d^{2221}$  und  $4d^{1221}$  andrer Gasteropoden homolog sind, wie es ROBERT annimmt, dies ist nicht ohne weiteres einleuchtend, denn es werden für diese Vermutung keine Gründe angeführt. CONKLIN vergleicht eine Gruppe von 4—6 Zellen, welche bei *Umbrella* zwischen den Teloblasten des Mesoderms liegen und wahrscheinlich das Mesoderm des Enddarmes liefern, mit seinen Enteroblasten. Es würden den letzteren auch ähnlich gelegene Zellen zwischen den Teloblasten

des Mesoderm bei *Neritina*, *Nereis* und *Unio*, und nach unserm Dafürhalten auch diejenigen bei *Physa* entsprechen. Die Rolle dieser Zellen scheint nach den vorliegenden Angaben recht verschieden zu sein, da sie einmal das Epithel des Enddarmes, ein andres Mal dessen mesodermale Umhüllung liefern sollen. Allenfalls scheint die Zahl derjenigen Fälle, wo das Mesoderm entodermale Elemente absondert, bedeutend größer zu sein, als man nach den bisherigen Beobachtungen erwarten möchte. *Crepidula* beansprucht insofern eine Sonderstellung, als bei ihr mehr als die Hälfte der ganzen Mesodermanlage zur Bildung des Enddarmes verwendet wird. Außer bei *Crepidula* und *Physa* (*fontinalis* et *hypnorum*) wurden enteroblastische Elemente noch bei *Aphysia* (CARAZZI, '00) sicher nachgewiesen<sup>1</sup>. Es sind dies die Derivate der Teloblasten  $4d^{121}$  und  $4d^{222}$ , welche nach hinten abgeschnürt werden und dem dritten Mikromerenpaar bei *Physa* entsprechen. CARAZZI bezeichnet sie mit *e*, *é* und homologisiert sie mit den von ganz andern Mutterzellen erzeugten Mikromeren *m*<sup>1</sup>, *m*<sup>2</sup> bei *Umbrella* (HEYMONS).

Aus unsern vergleichenden Betrachtungen über das Mesoderm bei den Repräsentanten der Hauptgruppen der Gasteropoden ergibt sich, daß zurzeit für eine strenge Homologisierung öfters die wichtigsten Anhaltspunkte fehlen, weshalb sie sich nur auf einer schwankenden Basis bewegen und auf eine sehr geringe Zahl von Species beschränken muß.

Indem wir jetzt zu den Lamellibranchiaten übergehen, lassen wir die älteren Angaben über die Mesodermentwicklung bei dieser Gruppe unberücksichtigt und beschränken uns bloß auf zwei Formen, namentlich *Unio* (LILLIE, '95) und *Dreissensia* (MEISENHEIMER, '01). Bei beiden werden von den bilateral geteilten Urmesodermzellen zunächst kleine Elemente nach hinten, gegen den Blastoporus zu, abgegeben, welche wohl den Zellen *m* ( $4d^{11}$  und  $4d^{21}$ ) bei den Gasteropoden entsprechen. Auf diese inäquale Teilung folgt bei *Unio* abermals eine inäquale, es wird ein zweites Mikromerenpaar gebildet, während bei *Dreissensia* mehrere »Bilateralteilungen« statt-

<sup>1</sup> Nachdem dieser Aufsatz abgefaßt worden war, erhielt ich die Arbeit CASTEELS ('04) über *Fiona*, aus der ich entnehme, daß die Sonderung des Mesoderms bei dieser Form in überraschend übereinstimmender Weise mit *Physa* verläuft, wobei ebenfalls Enteroblasten (*E*<sup>1</sup>, *E*<sup>2</sup>) gebildet werden. Diese Tatsache ist um so mehr bedeutungsvoll, als *Fiona* ein Opisthobranchier und *Physa* ein Pulmonat ist. Bezüglich der Homologie des Mesoderms bei *Crepidula*, *Umbrella*, *Trochus*, bzw. *Physa* und *Fiona* stimmen die Auseinandersetzungen CASTEELS mit den unsrigen der Hauptsache nach überein.

finden, durch welche das nunmehr reine Mesoderm in gleiche Komponenten zerlegt wird. Das Schicksal der Zellen *m* ist bei beiden Formen ganz verschieden, denn während sie bei *Unio* mesenchymatische Elemente liefern, schieben sie sich bei *Dreissensia* mitten zwischen die Entodermzellen und gehen in denselben auf. MEISENHEIMER scheint sie auf Grund der analogen Verhältnisse bei *Cyclas* (STAUFFACHER) als entodermal zu betrachten, sie müßten aber eigentlich als rudimentär betrachtet werden.

Nach dem obigen finden wir somit bei den Lamellibranchiaten dasselbe Verhalten, wie bei vielen Gasteropoden, daß nämlich die Urmesodermzelle ursprünglich fremde Elemente enthält, welche durch eine inäquale Teilung frühzeitig abgesondert werden. Das Vergleichsmaterial ist aber für weitgehende Vergleiche noch sehr unzulänglich.

Bei den Anneliden kommt die bilaterale Teilung von *4d* und eine unmittelbar auf dieselbe folgende Erzeugung von Mikromeren fast allgemein vor. Denn nur bei *Polymnia* soll das erste Mikromerenpaar gar nicht zur Ausbildung gelangen und bei *Capitella*, wo bekanntlich die Sonderung des Mesoderms in höchst eigentümlicher Weise vor sich geht, werden die entsprechenden Zellen zu sog. »Pädoblasten«.

Im allgemeinen weist der Bildungsmodus und das Verhalten der ersten Abkömmlinge des paarigen Urmesoderms bei den Anneliden starke Variationen auf. Einmal sind sie nämlich so groß, wie die Mutterzellen (*Chymenella*), ein andres Mal rudimentär (*Aricia*, *Spio*, *Amphitrite*), bald weisen sie einen mesenchymatischen, bald entodermalen Charakter auf.

Entodermale Bestandteile des Urmesoderm werden bei den Anneliden ebenso wie bei den Mollusken entweder unmittelbar nach der ersten Bilateralteilung abgeschnürt (*Thalassema* [TORREY]), oder erst bedeutend später (*Podarke*, *Nereis*). Leider beschränkt sich die Zahl der bisher genauer beobachteten Fälle, in denen sog. »Enteroblasten« erzeugt werden, auf die soeben angeführten drei Species. Überhaupt läßt die Erforschung der Descendenz des Mesoderms bei den Anneliden noch viel zu wünschen übrig, und deshalb ist nicht zu verwundern, wenn über die Homologie einzelner Derivate des Urmesoderms, sowie über ihre Beziehung zu analogen Zellen bei den Mollusken widersprechende Ansichten geäußert werden.

Wir halten die Diskussion über diese Punkte so lange für unfruchtbar, bis über die Descendenz des Mesoderms bei Anneliden,

sowie über die Endsicksale seiner einzelnen Derivate erschöpfende und zuverlässige Daten gewonnen werden.

Auf Grund der vorliegenden Tatsachen läßt sich nur so viel mit Sicherheit feststellen, daß die Entwicklung des primären Mesoderms bei Anneliden und Mollusken nur in den Anfangsphasen vollkommen übereinstimmend verläuft.

Unter den Derivaten des Urmesoderms beanspruchen das meiste Interesse die sog. »Enteroblasten«, weshalb wir denselben noch einige Bemerkungen widmen wollen.

Nach den bisherigen Beobachtungen sind »Enteroblasten« bei folgenden Formen sicher nachgewiesen worden: bei *Nereis*, *Podarke*, *Thalassema* unter den Anneliden, bei *Crepidula* (CONKLIN), *Fione* (CASTEEL), *Physa fontinalis* und *Ph. hypnorum* (WIERZEJSKI), *Aplysia* (CARAZZI) unter den Mollusken. Zu diesen fünf Formen dürften unsern obigen Auseinandersetzungen entsprechend auch zwei *Planorbis*-Arten sowie *Umbrella* hinzugezählt werden.

Zweifelhaft wäre das Vorkommen von Enteroblasten bei *Cyclas*, *Patella*, *Serpulorbis* und *Aricia*. Bei *Dreissensia* ist, wie bereits oben bemerkt wurde, nach den Angaben MEISENHEIMERS schwer zu entscheiden, ob die den Enteroblasten anderer Mollusken analogen Elemente entodermal oder aber rudimentär sind. Sie sollen schließlich im Mesoderm von *Amphitrite*, *Arenicola*, *Unio*, *Limax* gänzlich fehlen. Aus dieser Zusammenstellung ist zu entnehmen, daß die Mesodermanlage, besonders bei den Gasteropoden, recht häufig entodermale Elemente enthält. Bezüglich derjenigen Formen, bei denen weder Enteroblasten noch analoge Derivate des Mesoderms beobachtet wurden, wäre eine Nachuntersuchung sehr wünschenswert.

Bekanntlich faßt WILSON ('98) die Enteroblasten und ihre Homologa in phylogenetischem Sinne als Derivate des Archenterons auf, welches seiner Ansicht nach bei der Ahnenform die ausschließliche Bildungsstätte des Mesoderms gewesen war, während das vierte Quartett rein entoblastisches Material lieferte. Dementsprechend nimmt ferner dieser Forscher an, daß erst in einer späteren phylogenetischen Entwicklungsphase allmählich die Bildungsstätte des Mesoderms in die hintere Makromere *D* verlegt wurde. Sie mußte somit ursprünglich gemischte Elemente enthalten, deren sie sich erst im Laufe der Zeiten nach und nach zu entledigen und in eine reine Mesodermanlage zu verwandeln bestrebt ist. Diese Tendenz offenbart sich nach WILSON darin, daß wir bei den heutigen Anneliden und Mollusken eine stufen-



weise Eliminierung des entoblastischen Materials aus  $4d$  feststellen können, indem z. B. bei *Crepidula* noch mehr als die Hälfte der ganzen Mesodermanlage entoblastisch ist, während bei *Aricia* und *Spio* nur noch unbedeutende Rudimente der Enteroblasten sich erhalten haben, dagegen bei *Unio*, *Limax* usw.  $4d$  schon rein mesoblastisch geworden ist.

Wir hätten demnach nach WILSON in dem gegenwärtigen Entwicklungsmodus des Mesoderms nicht nur »the persistence of vestigial processes in the formation of the germ layers«, sondern auch »the persistence of vestigial cells« (scil. rudimentäre Enteroblasten) zu erblicken.

Die Hypothese WILSONS ist seit ihrer Veröffentlichung bereits öfters besprochen worden und hat beiläufig ebensoviele Anhänger wie Gegner gewonnen. Zu den letzteren gehören CHILD ('00), MEAD ('97) und TOREY ('03).

Der erstere sieht in der Tatsache, daß die rein entodermale Blastomere  $D$  sich bei den Polycladen gelegentlich bilateral teilt und daß dieselbe bei einigen Mollusken und Anneliden entodermale Elemente mitführt, keine hinreichende Stütze für die Annahme WILSONS, daß das Urmesoderm bei diesen beiden Gruppen dem Archenteron entstammt. Denn die verschiedene Verwendung der kleinen Descendenten der paarigen Mesoblasten hängt seiner Auffassung nach lediglich von dem Umstande ab, ob sie an der Keimoberfläche oder aber in der Furchungshöhle abgeschnürt werden. Wir hätten hier somit eher mit einer cänogenetischen Erscheinung zu tun, welche neben vielem andern den Beweis liefert, daß anscheinend homologe Zellen zu verschiedenen Zwecken verwendet werden können, je nachdem es die Bedürfnisse des Ganzen erheischen.

MEAD weist darauf hin, daß die bilaterale Teilung von  $D$  bei *Discocoealis* (LANG) allem Anscheine nach ebenso zur Ausbildung der paarigen Mesodermanlage führt, wie im Mollusken- und Annelidenkreise; es wäre somit erwünscht vorerst genauere Beobachtungen über diesen Punkt anzustellen bevor man die Bilateralteilung dieser hinteren Makromere als eine Stütze für phylogenetische Spekulationen ausnutzt.

Betreffend die kleinen Descendenten von  $4d$ , welche eine so variable Größe und Verwendung zeigen, läßt sich nach diesem Autor nur so viel vermuten, daß sie die Anlagen gewisser variabler oder rudimentärer Bildungen sind. Im übrigen können wir den

besonderen Teilungsmodus des paarigen Urmesoderms so lange nicht verstehen bis uns die Endschicksale der kleinen Teilprodukte genauer bekannt sein werden.

Auf diesen Punkt legt auch TORREY ein großes Gewicht, indem er hervorhebt, daß wir eigentlich einzelne Derivate des Urmesoderms lediglich mit Rücksicht auf ihre Lage mesodermal nennen, ohne ihre eigentliche Rolle zu kennen. Seiner Ansicht nach müssen wir uns vorläufig vor jedem Urteil über ihre Bedeutung enthalten sobald wir nicht wissen von was für Faktoren die Differenzierung abhängig ist. Es soll dazu bemerkt werden, daß derselbe Autor an einer andern Stelle in der Deutung der kleinen Zellen ganz auf dem Standpunkte WILSONS steht.

Schließlich muß noch hervorgehoben werden, daß GARBOWSKI ('03) in einer erschöpfenden, kritischen Besprechung der neueren Mesodermtheorien die Hypothese WILSONS einfach als »verwirrend« zurückweist.

Die Unzulänglichkeit der Beweisgründe WILSONS äußert sich nicht so sehr im Mangel ganz zuverlässiger Angaben über das Endschicksal der den Enteroblasten analogen Zellen, sondern vielmehr im Mangel genauer Beobachtungen über das Verhalten der Entomere *D* bei den Polycladen, welches den Ausgangspunkt der Hypothese bildet. Denn sollte es sich herausstellen, daß diese rein entodermale Makomere ebenfalls mesodermale Elemente liefert, wie dies MEAD für wahrscheinlich hält, alsdann wäre der Archenteron-Hypothese völlig der Boden entzogen.

Die zweite Hauptstütze derselben, d. i. die zuweilen vorkommende Verwendung der ersten Derivate des paarigen Urmesoderms zum Aufbau der hinteren Archenteronwand, hat auch eine schwache Seite. Denn es gibt Formen (*Physa*, *Fiona*, vielleicht *Planorbis* und *Umbrella*), bei denen die Enteroblasten den Enddarm konstituieren, welcher nicht mehr als ein rein entodermales Organ gelten kann, sobald er z. B. nach MEISENHEIMER bei *Limax* und *Dreissensia* aus dem Ectoderm entspringt. Wenn es also erwiesen wäre, daß das Verhalten bei diesen Formen ein ursprünglicheres ist, so müßten wir die an der Bildung des Enddarmes sich beteiligenden Derivate des Mesoderms ihren Endschicksalen entsprechend als ectodermal bezeichnen und könnten den Ursprung des Mesoderms mit gleichem Rechte ins Ectoderm verlegen.

Zu ähnlichen Schlüssen konnten auch die Schicksale der kleinen Derivate des sekundären Mesoderms Anlaß geben, welche bei *Physa*

in die Zusammensetzung des ectodermalen Vorderdarmes eingehen. Für Autoren, welche unser sekundäres Mesoderm als das phyletisch ältere betrachten, würden die Endschicksale seiner kleinen Derivate, den Beweis liefern, daß die ursprüngliche Bildungsstätte des Mesoderms im Ectoderm zu suchen ist.

Wir erschen aus diesen zwei Beispielen, daß die Endschicksale der Derivate beider Mesoblastanlagen uns bei Ableitung des Mesoderms aus den beiden primären Keimblättern zu keiner einheitlichen Auffassung führen können. Angesichts dessen, daß die Prospektivität der Blastomeren wechseln kann, daß sie also als etwas Zufälliges betrachtet werden muß, können wir dieselbe als Stütze für unsre phylogenetischen Spekulationen nicht ausnützen.

Hiermit schließen wir die Diskussion über die Hypothese WILSONS ab und behalten uns die Entwicklung unsrer Ansicht über die Bedeutung der kleinen Derivate der beiden Mesodermanlagen für den nächstfolgenden Abschnitt vor.

Es erübrigt uns noch einige Worte den Bezeichnungen »primäres« und »sekundäres« Mesoderm zu widmen, deren wir uns bei unsrer Darstellung fortwährend bedient haben. Es wurde bereits bei Besprechung des sekundären Mesoderms hervorgehoben, daß wir diese Bezeichnungen nicht etwa im phyletischen Sinne gebrauchen, sondern um die beiden Anlagen irgendwie auseinander halten zu können.

Die Erforschung der Endschicksale der fertigen Mesodermstreifen hat uns nämlich die Überzeugung aufgedrungen, daß zwischen denselben trotz ihres verschiedenen Ursprungs und ihrer ganz unabhängigen Entwicklung kein Gegensatz besteht, denn es wurde bereits bei Besprechung des sekundären Mesoderms gezeigt, daß aus beiden in gleicher Weise sowohl larvale als auch definitive Organe hervorgehen können. Beide beginnen ihre Sonderung beinahe gleichzeitig bereits am Stadium von 28 Zellen, vollziehen dieselbe in auffallend ähnlicher Weise, beide entwickeln sich nebeneinander, durchdringen sich gegenseitig und gehen beim Aufbau der Organe vielfach ineinander über.

Wir können also auf Grund unsrer Erfahrungen bei *Physa* die Ansicht TREADWELLS', daß »no hard and fast distinction can be mad between the two forms of Mesoblast«, im vollen Maße bestätigen.

Diese Ansicht wurde auch von GARBOWSKI ('03) bei dessen Ausführungen über die Beziehung zwischen dem Mesenchym und dem epithelialen Mesoderm (für welche ebenfalls die Bezeichnung primär und sekundär eingeführt wurde) in eingehender Weise begründet.

Der Umstand, daß das sekundäre Mesoderm aus der Ectoderm-generation, wogegen das primäre aus dem Entoderm seinen Ursprung nimmt, fällt hier gar nicht in die Wagschale, nachdem es sich aus mehreren organogenetischen Befunden herausgestellt hat, daß die erstere potentialiter alle Keimblätter in sich enthält.

Schließlich wollen wir nicht unerwähnt lassen, daß ROBERT nach seinen erneuerten Untersuchungen des sekundären Mesoderms bei *Trochus* ('05) die verhältnismäßig sehr späte Entwicklung desselben als einen Beweis für seine sekundäre Natur anführt. Dem gegenüber sind die oben erwähnten Befunde bei *Physa* zu betonen, welche beweisen, daß beide Anlagen fast gleichzeitig zur Sonderung gelangen.

Auch der radiale Ursprung des Ectomesoblasten kann nur so lange als Beweis seiner primitiven Natur gelten, so lange wir daran festhalten, daß bei den Polycladen das ganze Mesoderm ausschließlich aus dem Ectoderm seinen Ursprung nimmt. Wird es sich aber herausstellen, daß bei diesen Würmern ein Teil des Mesoderms aus dem Entoderm (aus 3D) seinen Ursprung nehmen kann, alsdann fällt die Hauptstütze der Theorie weg.

Von unserm Standpunkte aus halten wir auch die Diskussion über die phyletische Beziehung zwischen den beiden Mesodermanlagen zum mindesten so lange für unfruchtbar, bis wir über das Verhältnis derselben zu den Organen ganz zuverlässige Aufschlüsse gewonnen haben werden und so lange wir nicht über den Begriff des mittleren Keimblattes zu einer einheitlicheren Auffassung gelangt sind.

In der neueren Litteratur fehlt es nicht an Bemühungen einerseits die Unhaltbarkeit dieses Begriffes zu beweisen (GARBOWSKI, Morph. Stud.), anderseits denselben auf einfache Organanlagen zurückzuführen, wie dies MEISENHEIMER in seiner *Dreissensia*-Arbeit versucht.

Dieser Autor weist nämlich auf die überraschende Übereinstimmung in der Entwicklung der beiden Somatoblasten ( $X^1$  u. 4d, M) hin und leitet aus derselben folgenden Schluß ab: »Die Sonderung des zweiten Somatoblasten, d. h. also der ‚Urmesodermzellen‘, steht demnach in ihrer Eigenart durchaus nicht ohne Parallele in andern Zellkomplexen da, nichts berechtigt dazu sie als ein besonderes Keimblatt den übrigen Furchungszellen entgegen zu setzen. Beide

---

<sup>1</sup> Aus diesem gehen die Schalendrüse und der Fuß hervor.

Somatoblasten sind Organanlagen, beide bergen in sich nach ihrer völligen Sonderung ganz bestimmte Organkomplexe, die sie nun zur Entfaltung bringen« usw. (S. 33) und weiter heißt es (S. 119): »An Stelle der Keimblätter haben wir also eine Reihe von Organanlagen gesetzt, Primitivanlagen, wie man sie auch genannt hat. . . . .  
 »Beide Begriffe können morphologisch und physiologisch hier und da mit dem zusammenfallen, was man bis jetzt als das eine oder das andre Keimblatt bezeichnet, brauchen es aber nicht zu tun.«

Dieser Standpunkt ist gewiß ganz richtig und seine Konsequenzen dürften für das Verständnis der Entwicklungsvorgänge viel fruchtbringender sein, als das gewaltsame Einzwängen der Organanlagen in die Kategorien der Keimblätter.

### 16. Rudimentäre Zellen.

Unter dieser Bezeichnung werden in der Embryologie der Anneliden und Mollusken gewisse Produkte stark inäqualer Furchungen angeführt, welche sich im allgemeinen durch eine sehr geringe Größe und den Chromatinreichtum ihrer Kerne auszeichnen und sich entweder während der ganzen Furchungsperiode ganz passiv verhalten oder aber schon frühzeitig spurlos zugrunde gehen. Leider wurden ihre Endschicksale nur in den allerseltensten Fällen exakt verfolgt, während die meisten Angaben vorwiegend auf Vermutungen beruhen.

WILSON ('98) war der erste, der den rudimentären Charakter der kleinen Derivate der Mesodermzellen nachzuweisen versuchte. Er betrachtet sie bekanntlich als Rudimente der Enteroblasten und bezeichnet sie als »vestigial cells,« worüber bereits oben beim Mesoderm ausführlicher berichtet wurde.

Seit dieser Zeit hat man das Vorkommen ähnlicher Gebilde bei verschiedenen Formen der Anneliden, Gephyreen, Mollusken, ja sogar Rotatorien und Crustaceen festgestellt. Es mögen nun im folgenden einige Fälle angeführt werden.

CONKLIN ('97) hat bei *Crepidula plana* die Beobachtung gemacht, daß die sehr kleinen »Tipcells« des vorderen Kreuzarmes schließlich aus dem Verbande der Ectodermzellen weggedrängt werden und allem Anscheine nach außerhalb des Keimes zugrunde gehen. Desgleichen beobachtete Miß LANGENBECK ('98) bei *Microdeutopus* (Amphipod) zwei vom Blastoderm herstammende Zellen, welche ins Blastocöl gelangen und daselbst einer vollständigen Degeneration anheimfallen. Über ihre Descendenz ist leider nichts Näheres bekannt.

Die auffallendste und zugleich wertvollste Beobachtung machte

neulich TORREY ('03) bei *Thalassema* (Gephyrea). Hier werden während des Furchungsprozesses nach der Schätzung dieses Autors wenigstens sechzehn ganz kleine Zellen im ersten und zweiten Quartette erzeugt, welche kurz nach ihrer Abschnürung sichtlich an Größe abnehmen, wobei ihre Kerne dicht reticuliert erscheinen. Diese Zellen beginnen alsbald in die Tiefe zwischen den Ectomeren einzusinken, gelangen in die Furchungshöhle, dringen sodann zwischen und in die Entomeren ein und werden schließlich von denselben gänzlich resorbiert. Nach Ablauf von 14 Stunden, vom Beginn der Furchung, ist von ihnen keine Spur mehr vorhanden. Der ganze Vorgang wurde von TORREY Schritt für Schritt verfolgt und in den Textfiguren S. 232 bildlich dargestellt, so daß an der Richtigkeit seiner Beobachtungen kaum gezweifelt werden darf.

Es ist wohl der erste sicher nachgewiesene Fall einer massenhaften Vernichtung der Furchungsprodukte durch eine Art Phagocytose. Recht interessant ist dabei der Umstand, daß einigen von den für den Untergang bestimmten Zellen bei andern Würmern funktionierende Zellen entsprechen, so z. B. den Zellen  $1d^{1.1.2.2.1}$  und  $1c^{1.1.2.2.1}$  von *Thalassema* die Nephroblasten bei *Nereis* und Drüsen bei *Amphitrite* und *Capitella*, während dieselben Zellen bei *Podarke* von TREADWELL ('01) ebenfalls für rudimentär gehalten werden. Noch mehr auffällig ist der Befund TORREYS, daß diese typisch rudimentären Zellen bei der sogenannten radialen Varietät der Embryonen von *Thalassema* groß und offenbar funktionsfähig sind, ferner daß die Zellen  $1d^{1.1.2.2.1.2}$  bei derselben Species bald funktionierend bald rudimentär erscheinen — ein Beweis, daß gleichnamige Zellen sehr verschiedene Prospektivität haben können —. TORREY vergleicht das Verhalten der rudimentären Zellen bei *Thalassema* mit den »Pädoblasten« EISIGS bei *Capitella*, welche letztere durch die entodermalen Massen hindurchdringen, um als funktionierende Mesenchymzellen emporzutauchen; dieser Vergleich erscheint jedoch mit Rücksicht auf den letzteren Umstand nicht ganz zutreffend.

Außer den oben besprochenen werden noch in die Kategorie der rudimentären Zellen solche kleine und anscheinend bedeutungslose Furchungsprodukte eingereiht, deren Endschicksale nicht genau bekannt sind. Vor allem die kleinen Descendenten der Polzellen bei *Aricia* und *Spio*, in denen WILSON ('98) das Rudiment der Enteroblasten erblickt. Vom Standpunkte seiner Hypothese dürften auch die analogen Derivate bei *Amphitrite* (MEAD, 97), *Podarke* (TREADWELL, 97), *Arenicola* (CHILD, '00); ferner bei *Planorbis* (HOLMES),

*Crepidula* (CONKLIN), *Umbrella* (HEYMONS), *Physa* (WIERZEJSKI) hierher eingereiht werden, die sei es funktionierende Enteroblasten oder deren Rudimente repräsentieren dürften.

Schließlich dürften auch die von JENNINGS ('96) bei *Asplanchna* beobachteten winzigen Derivate der Entomeren, welche während der Gastrulation abgeschnürt werden, in die Reihe der rudimentären Zellen gestellt werden.

Die allgemeine Verbreitung und die öfters ansehnliche Anzahl der bei einzelnen Formen erzeugten sogenannten rudimentären Zellen weist darauf hin, daß sie irgend welche physiologische oder morphologische Bedeutung haben müssen oder beide zugleich.

Faßt man sie mit WILSON als Rudimente auf, welche ihre ursprüngliche Funktion aufgegeben haben und sich bloß als ein Überbleibsel eines altertümlichen Furchungstypus als »vestigial cells« erhalten haben, so müßte in jedem Falle darüber entschieden werden, welche Rolle sie bei der Ahnenform gespielt haben mochten.

Wir haben beim Mesoderm gesehen, daß die Hypothese WILSONS, insofern sie die Existenz palingenetischer Prozesse in der Differenzierung des mittleren Keimblattes wahrscheinlich zu machen sucht, nicht aufrecht erhalten werden kann. TORREY faßt aber das Wesen der rudimentären Zellen bei *Thalassema* vollkommen im Sinne der Hypothese WILSONS auf, denn er meint »that the radially arranged rudimentary cells may be reminiscent of the foundations of certain radial organs«. Im speziellen mögen es einstens Mesenchymzellen gewesen sein, wofür einerseits der radiäre Ursprung der letzteren bei den Polycladen, anderseits das Vorkommen von Ectomesoblasten bei den Anneliden und Mollusken, insbesondere aber diese Tatsache spricht, daß die Zelle  $2a^{21}$  bei *Unio* den ganzen Ectomesoblast liefert, während sie bei *Amphitrite* schon sehr klein und bei *Thalassema* ganz rudimentär geworden ist. Wir hätten hier also denselben stufenweise fortschreitenden Reduktionsprozeß der ehemaligen Funktion und dieselbe Übertragung der letzteren an andre Blastomeren zu erblicken, wie sie die Hypothese WILSONS für das primäre Mesoderm annimmt.

Es muß aber in Erinnerung gebracht werden, daß bei *Thalassema* gegenwärtig drei Blastomeren des dritten und sogar sieben des ersten Quartetts an der Bildung des Ectomesoblastes beteiligt sind, somit im ganzen zehn Zellen! Außerdem sind Rudimente des mesenchymatischen Materials, nach der Schätzung TORREYS, auf mindestens 16 Ectomeren verteilt, so daß der Keim eine ge-

radezu erstaunliche Menge des Mesenchyms mitführt, von dem die größere Hälfte schließlich von Entoderm resorbiert wird. Bedenkt man weiter, daß bei der Differenzierung der Polzellen bei dieser Form ebenfalls palingenetisches Material abgesondert wird und, daß es allem Anscheine nach auch bei der Differenzierung der drei vom dritten Quartett herstammenden Ectomesoblasten in Gestalt von kleinen Zellen abgeschieden wird, so gewinnt man beiläufig die Vorstellung, wie viel Zeit und Energie der Keim von *Thalassema* auf verschiedene palingenetische Prozesse verschwenden muß, bevor er die Befähigung erlangt, den künftigen Organismus modern aufzubauen. Würde bei irgend einer verwandten Form außerdem noch etwa das Entoderm Rudimente erzeugen, wie es bei z. B. *Asplanchna* tatsächlich der Fall ist, alsdann müßte man in einzelnen Ontogenien auf Schritt und Tritt auf »vestigial cells« stoßen.

Unsrer Erfahrung nach kommen auch bei *Physa* massenhaft kleine Zellen vor, die auf ähnliche Weise wie die rudimentären Zellen von *Thalassema* und andern Formen (d. i. durch stark inäquale Teilung) gebildet werden und sich während des Furchungsprozesses sehr lange ganz passiv verhalten, sie gehen aber unsres Wissens nicht zugrunde.

Vor allem werden solche Zellen von denjenigen Blastomeren in größerer Anzahl erzeugt, welche eine wichtige Rolle im Keime zu übernehmen haben. In erster Linie sind es die Protoblasten der beiden Mesodermanlagen.

Wir haben bei der Darstellung des Differenzierungsprozesses der letzteren bei dieser Form nachdrücklich hervorgehoben, daß der Teilungsmodus in beiden auffallend übereinstimmt. Beide schnüren nämlich zunächst eine größere Tochterzelle ab und zwar schnürt sie die Stammzelle des Urmesoderms gegen den vegetativen, diejenige des sekundären gegen den animalen Pol zu, dann folgt die äquale Bilateralteilung und auf diese eine stark inäquale, deren Produkte beim sekundären Mesoderm kleiner sind als diejenigen beim primären. Die Stammzellen des ersteren teilen sich darauf subäqual, da ihre neuen Tochterzellen verhältnismäßig bedeutend kleiner sind als die entsprechenden Derivate des Urmesoderms. Die beiden Makromeren des letzteren repräsentieren von nun an Organanlagen, desgleichen enthalten die Stammzellen des sekundären Mesoderms von nun an reines Mesoderm. Ihre weiteren Teilungen führen direkt zur Ausbildung der vorderen Mesodermstreifen, wobei der soeben dargestellte abwechselnd äquale und inäquale Teilungsmodus noch später zum Ausdruck gelangt.



Von den vier Makromeren des Urmesoderms enthalten die vorderen die Anlage der Urnieren. Ihre Differenzierung äußert sich wieder in der Abgabe von zwei bedeutend kleineren Tochterzellen (ganz nach dem Muster der Urmesodermzellen), die wir bei der Darstellung des Furchungsprozesses als Mikromeren ( $m_3$ ,  $m_5$ ) bezeichneten, sodann teilen sie sich äqual und es gestaltet sich die hintere Tochterzelle direkt zur Riesenzelle der Urniere, während die vordere noch eine winzige Tochterzelle abgibt, bevor sie ihre endgültige Differenzierung erreicht. Es werden also von den beiderseitigen Anlagen der Urniere kleine, chromatinreiche Zellen abgeschnürt, die an dem Aufbau des fertigen Organs keinen Anteil nehmen und deshalb als Rudimente angesehen werden könnten.

Wir finden ferner auch bei den Antipoden des sekundären Mesoderms  $3c^1$ ,  $3d^1$  ganz denselben Sonderungsmodus, mit dem Unterschiede, daß anstatt je zwei Paare bloß je ein Paar von Mikromeren abgeschnürt wird. Die Mutterzellen liefern später wichtige Teile der unteren Leibeswand, während ihre kleinen, an das Entoderm angefügten Tochterzellen bis zur Gastrulation und auch noch viel später ungeteilt verbleiben. Ihr Verhalten gibt also über die ehemalige Rolle der Mutterzellen gar keinen Aufschluß und wenn wir an entsprechender Stelle die Vermutung ausgesprochen haben, daß sie einst ebenfalls als Ectomesoblasten fungiert haben mochten, so geschah dies nur auf Grund ihres konformen Differenzierungsmodus und ihres analogen Verhaltens mit den gleichnamigen Zellen bei *Thalassema* und *Podarke*.

Wir finden sonst auch im Ectoderm von *Physa* mehrere Beispiele ähnlicher Differenzierungsteilungen, bei denen je ein oder je zwei kleinere Teilungsprodukte gebildet werden, welche eine nur sehr untergeordnete Rolle im Keime spielen, während ihre Mutterzellen die Anlagen wichtiger Organe bilden. Dies ist z. B. im ersten Quartette ( $1a-1d$ ) der Fall, aus dessen ersten Teilprodukten ( $1a^2-1d^2$ ) sich die Trochoblasten entwickeln. Diese teilen sich nur einmal und schließlich gehen die hinteren von denselben in der Zusammensetzung der Kopfblase auf, während die vorderen in derjenigen des Velums aufgehen. Ihre zweite nach den Polen zu abgeschnürte Generation  $1a^{11}-1d^{11}$  bildet schließlich die centrale Partie der Kreuzfigur, deren Rolle untergeordnet ist, während die Mutterzellen die sehr wichtigen Kreuzarme liefern. Sie machen noch eine stark inäquale Teilung durch, deren Resultat wieder bedeutungslose Tochterzellen sind. In den seitlichen Armen sind es die äußeren Medianzellen, welche wahrhaft rudimentär sind, denn sie teilen sich gar nicht und

gehen schließlich in der Bildung der Kopfblase, als eine ganz unbedeutende basale Ergänzung derselben auf. Aus dem Material der drei vorderen Mutterzellen  $a-c$  gehen sehr wichtige Organe hervor, d. i. die Cerebralganglien, die Mundtentakeln und die Augen. Hier sehen wir also wieder Zellen, die eine wichtige Rolle im Aufbau des Keimes zu spielen haben, bei ihrer Differenzierung kleine passive Tochterzellen erzeugen, die zu ganz andern Zwecken als ihre Mutterzellen verwendet werden, namentlich zur Bildung von embryonalen Körperteilen.

Im zweiten Quartett kommen ähnliche stark inäquale Teilungen vor. So werden von den Blastomeren  $2a^1-2d^1$  am Übergange von 24—28 Zellen die sog. »Tipcells« des Kreuzes  $2a^{11}-2d^{11}$  erzeugt, von denen bei *Physa* nur die vordere ausnahmsweise einer Teilung unterliegt, während die drei übrigen sich gar nicht teilen. Sie könnten also ebenfalls als Rudimente betrachtet werden, zumal sie bei andern Formen bald eine einmalige (*Trochus*, *Ischnochiton*), bald sogar eine zweimalige (*Crepidula*) Teilung durchmachen und die sog. sekundären Trochoblasten liefern. Bei marinen Formen, deren freischwimmende Larven ein starkes Velum ausbilden, beteiligen sich noch drei<sup>1</sup> Tipcells an der Zusammensetzung desselben, bei Süßwasserformen nur noch die vordere, schließlich haben sie alle vier bei den Landformen ihre Funktion eingebüßt. Bei *Physa* und *Planorbis* (HOLMES) gehen die drei übrigen Tipcells ( $a$ ,  $c$ ,  $d$ ) sowie die hinteren Trochoblasten in der Bildung der Kopfblase auf. Wir hätten hier also ein klassisches Beispiel des Funktionswechsels der Zellen im Zusammenhange mit der Rückbildung oder maximalen Entwicklung eines Organs.

Wenn wir ferner der unteren Etage des zweiten Quartetts  $2a^2-2d^2$  unsre Aufmerksamkeit zuwenden, so finden wir, daß diese Zellen bereits am Stadium von 32 Blastomeren ganz kleine Tochterzellen ( $2a^{22}-2d^{22}$ ) gegen den vegetativen Pol abschnüren, von denen zwei  $2a^{22}$  und  $2c^{22}$  bis zur Gastrulation ungeteilt bleiben und erst während derselben einer äqualen Teilung unterliegen, um dann sofort mit dem Entoderm eingestülpt zu werden.

Würde es sich nun herausstellen, daß sie zum Aufbau des Archenteron beitragen, so müßten sie als entodermale Elemente aufgefaßt werden und ihre Mutterzellen als Ectoentoblasten.

---

<sup>1</sup> Merkwürdigerweise gehen bei der marinen *Crepidula* die vorderen Tipzellen zugrunde.

Die Descendenten der vorderen Tochterzellen  $2b^{22}$  liefern die Stomatoblasten (bei *Thalassema* spielen dieselben eine wichtige Rolle als Oesophagoblasten), die hintere  $2d^{22}$  teilt sich erst am Stadium von etwa 134 Zellen, ihr unteres Derivat  $2d^{222}$  verhält sich noch während der Gastrulation passiv und wird vielleicht beim Verschluss des Blastoporus eingestülpt, während das obere  $2d^{221}$ , welches ebenfalls ungeteilt bleibt, eine untergeordnete Rolle in der Konstituierung der Leibeswand zu spielen scheint.

Wir haben also in den obigen Angaben den Beweis geliefert, daß bei *Physa* in jedem der drei Ectomerenquartette und in jedem Quadrant derselben durch stark inäquale Teilungen Zellen erzeugt werden, die sich durch ihr längeres passives Verhalten während des Furchungsprozesses, durch ihre untergeordnete Rolle im Ausbau des Keimes, manchmal durch ihren offenkundigen Funktionswechsel auszeichnen, oder aber solche, die vielleicht schließlich zugrunde gehen. Die Zahl derartiger Derivate ist aber um so größer, je wichtiger die Rolle ihrer Mutterzellen im Keime ist, wie wir dies für die Protoblasten des primären und sekundären Mesoderms gezeigt haben.

Es werden aber nicht nur bei der Differenzierung von Keimblättern, sondern auch bei derjenigen von Organanlagen ähnliche Zellen gebildet, so z. B. bei *Physa* bei der Differenzierung der Nephroblasten, bei *Dreissensia* bei Differenzierung des ersten Somatoblasten, aus dem die Schalendrüse hervorgeht und dessen Differenzierung nach MEISENHEIMER in ganz genau derselben Weise verläuft, wie diejenige des ersten Somatoblasten, aus dem sich das Mesoderm entwickelt, wobei ebenfalls rudimentäre Zellen ( $X^3$ ) erzeugt werden, die allem Anscheine nach zugrunde gehen.

Aus allen oben vorgeführten Tatsachen folgt, daß bei *Physa* und, wie es scheint, ganz allgemein bei den Mollusken und Würmern in allen Quartetten und allen Quadranten derselben ursprünglich ein gewisses Quantum von überflüssigem Material enthalten ist, welches einzelne Blastomeren, die eine wichtige Rolle als Organanlagen zu spielen haben, nicht brauchen können, sobald sie dasselbe in Gestalt von kleinen Zellen entfernen. Ob diese Zellen auch qualitativ von ihren Mutterzellen verschieden sind, darüber können wir in Ermangelung jeglicher Anhaltspunkte nicht urteilen und deshalb ist das Wesen des Vorganges selbst so schwer zu erfassen.

Wenn wir einstweilen von der Erklärung desselben ganz absehen und nur den Teilungsmodus selbst näher ins Auge fassen, so fällt vor allem seine fast schablonenmäßige Einförmigkeit auf. Wir sehen

überall die Reifungsteilungen der Eizelle und ihre nachherige Furchung in mehr oder weniger genauer Weise kopiert. Sogar die drei Ectomerenquartette werden nach demselben Muster gebildet, denn es erzeugen die vier ursprünglichen Blastomeren zunächst ganz kleine, fast knospenförmige Tochterzellen (das erste Quartett), darauf etwas größere (das zweite Quartett) und schließlich teilen sie sich subäqual und liefern das dritte Quartett.

Mit Rücksicht auf den Bildungsmodus bringt bekanntlich V. HÄCKER<sup>1</sup> sowohl die Erzeugung von den sog. rudimentären Zellen bei den Anneliden, Mollusken und Rotatorien, als auch von Richtungskörperchen, samt ähnlichen Gebilden in der Pflanzenwelt in die Kategorie der »vorbereitenden« und »überzähligen« Teilungen, denen er eine hochwichtige biologische Rolle bei der Differenzierung der tierischen und pflanzlichen Gewebe zuschreibt.

Es würde sich demnach bei diesen Teilungen offenbar um Prozesse handeln, durch welche sowohl die Eizelle selbst, als auch ihre spätere Nachkommenschaft die Befähigung erlangt, die bevorstehende Aufgabe in der Entwicklung des Keimes erfüllen zu können.

R. HERTWIG ('98) betont in seiner Arbeit über *Actinosphaerium Eichhorni*, daß der Vorgang der Vierteilung, die Bildung der Richtungskörperchen und ähnliche Vorgänge sich unabhängig aus gleichen physiologischen Ursachen entwickelt haben möchten und daß wir auf eine einheitliche phylogenetische Erklärung derselben verzichten müssen. Dies ist auch unsre Meinung.

Der hartnäckige Fortbestand der sog. rudimentären Bildungen im Furchungsprozess ganzer Tiergruppen, die ansehnliche Zahl von Blastomeren, welche in einzelnen Ontogenien mit der Bildung von Rudimenten betraut sind, weist darauf hin, daß es sich dabei eher um physiologische als um morphologische Momente handelt. Das ultimäre Verhalten dieser Rudimente kann ebensowenig über die Ursache ihrer Erzeugung einen sicheren Aufschluß geben wie dasjenige der Richtungskörperchen, mit denen sie öfters verglichen worden sind. Wie verschieden ist die Dauer und das Verhalten der letzteren! Sie lösen sich bald gleich von der Eizelle los und gehen zugrunde oder aber verharren sehr lange am animalen Pole des Keimes, sogar bis zur Ausbildung der Larve (Mollusken, Anneliden). Im letzteren Fall können sie verschiedenen Wandlungen unterliegen,

<sup>1</sup> Vgl. V. HÄCKER, Theorie und Praxis der Zell- und Befruchtungslehre. Jena 1899.

z. B. Flüssigkeitsräume ausbilden, gerade wie die Blastomeren (*Limax*, KOFOID, MEISENHEIMER), oder aber es zieht sich ihr Plasma in längere und kürzere Fortsätze aus (*Cerebratulus*, ANDREWS), sie können ferner zusammenfließen und vom Ooplasma aufgenommen werden (*Canthocamptus*, *Cyclops*, *Ascaris*) oder auch mit einzelnen Furchungszellen verschmelzen, wie dies bei einigen Anneliden als: *Lepidonotus* (MEAD), *Podarke* (TREADWELL), *Arenicola* (CHILD) der Fall ist u. dgl. mehr.

Zu welcher verschiedener Deutung ihrer phylogenetischen Rolle könnte dieses so verschiedene Verhalten der Richtungskörperchen führen? Sie sollen aber schon ohnehin ihrem ursprünglichen Wesen nach abortive Eier repräsentieren. Was für Rudimente müßten sie denn sonst repräsentieren, wenn ihre verschiedenen Endschicksale als Maßstab ihrer phylogenetischen Rolle dienen möchten?

Es erscheint somit für die Beantwortung der uns beschäftigenden Frage viel wichtiger, anstatt den wechselnden Endschicksalen der rudimentären Bildungen, ihren Mutterzellen eine größere Aufmerksamkeit zuzuwenden als es bisher geschehen ist.

Wir haben bei unsern Untersuchungen an *Physa* die Überzeugung gewonnen, daß die letzteren um so mehr stark inäquale Teilungen durchmachen, je wichtiger ihre Rolle im Keime ist. Es ergibt sich also aus denselben der Schluß, daß es sich bei diesen Teilungen hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich, um physiologische Momente handelt.

Der charakteristische Teilungsmodus ist gewiß uralte, dagegen dürfte das Verhalten der Teilprodukte in den meisten Fällen ganz recent sein. Wir zweifeln deshalb, daß in den kleinen bedeutungslosen Zellen so wichtige Rudimente enthalten sind, für welche sie von WILSON und seinen Anhängern angesehen und den rudimentären Kiemenspalten und Kiemensäulen oder dem embryonalen Zahne der Walfischembryonen an die Seite gestellt werden. Die Tatsache, daß ihre Prospektivität bei nahe stehenden Formen wechseln kann, spricht ganz deutlich gegen diese Auffassung.

## 17. Gastrulation.

Die erste Einsenkung des Entodermzellenfeldes macht sich an Stadien bemerkbar, bei denen die Entodermplatte aus 33—35, das Kreuz aus 34—38, das sekundäre Mesoderm aus 10—16, das primäre aus 4 Makromeren und etwa 10 Mikromeren besteht, während dabei die Gesamtzahl der Zellen im Keime 200 oder etwas darüber beträgt.

Die Entodermplatte ist bei Beginn der Einsenkung aus lauter kleinen Zellen zusammengesetzt und hat eine fast kreisrunde Form; sie zählt ganz konstant 24 Zellen des vierten Quartetts, welche sehr regelmäßig in zwei konzentrische äußere nach vorn konvergierende Reihen geordnet sind, welche die übrigen 8—10 Komponenten, d. i. die vier Makromeren, das fünfte bzw. auch das sechste Quartett zwischen sich fassen (Fig. 67). Die ectodermale Umrahmung der Entodermplatte bilden dazumal folgende Zellen: vorn  $2b^{2222}$ , hinten  $3c^{222}$  und  $3d^{211}$ , an den Seiten  $2a^{222}$ ,  $2c^{222}$ , in den vorderen Ecken  $3a^{212}$ ,  $3a^{222}$  und  $3b^{212}$ ,  $3b^{222}$ , in den hinteren  $3d^{22}$ ,  $3d^{212}$  und  $3c^{21}$ ,  $3c^{221}$ , im ganzen also 13 Zellen, von denen zehn dem dritten Quartett angehören. Vom zweiten wird die Zelle  $2d^{222}$ , welche an früheren Stadien unmittelbar mit dem Entoderm in Berührung war, kurz vor der Gastrulation von dessen Umgrenzung definitiv ausgeschlossen (Fig. 67).

Der Umstand, daß man an Keimen gleichen Alters bald 13 bald nur 11 Zellen im unmittelbaren Kontakt mit der Entodermplatte findet, erklärt sich dadurch, daß die Teilung von  $3c^{22}$  und  $3d^{21}$  bald früher bald später zu erfolgen pflegt.

Der ganze Keim hat unmittelbar vor der Gastrulation eine stark abgeflachte Gestalt und ist vom animalen Pol aus tief invaginiert, namentlich sind es die Polzellen und die Basis des hinteren Kreuzarmes, welche tief einsinken, so daß dadurch eine von diesem Pol ausgehende Gastralinvagination vorgetäuscht wird.

Über diese apicale Einsenkung des Ectoderms wurde bereits in einem besonderen Abschnitte berichtet (S. 562), hier mag nur hinzugefügt werden, daß sie noch während der Einstülpung des Entoderms einige Zeit fortbesteht, infolgedessen es eine kurze Phase gibt, in der die abgeflachte Keimscheibe zugleich doppelt invaginiert erscheint.

Entsprechend der bei Gasteropoden und Anneliden sehr verbreiteten Norm, sinken zunächst die Makromeren und das fünfte, beziehungsweise sechste<sup>1</sup> Quartett ein, worauf erst die Einsenkung des vierten Quartetts erfolgt. Aus den zuerst eingestülpten Zellen entsteht alsbald ein ziemlich tiefes Divertikel, dessen rundliche Öffnung von den Zellen des vierten und vorn von denjenigen des dritten Quartetts umgrenzt wird (Fig. 69). Dieser »primäre« Blastoporus ist

<sup>1</sup> Das sechste Quartett wird bald vor der Einstülpung, bald erst während derselben gebildet.

anfänglich recht weit, in dem Maße aber als die Einstülpung fortschreitet zieht er sich zusammen und wird zugleich immer mehr nach vorn verschoben. Dies ist die Folge der gleichzeitigen Einsenkung des vierten Quartetts, dessen Komponenten schon lange vorher sich in der Richtung der ersten Einsenkung stark verlängert haben. Sie scheinen sich jetzt gegen die letztere zu drängen und übereinander zu schieben, so daß die innere Reihe von der äußeren dachziegelartig überdeckt wird. Offenbar folgen sie dabei zum Teil dem seitens des Ectodermwalles ausgeübten Drucke, vorwiegend aber verhalten sie sich ganz aktiv.

Während die Einsenkung fortschreitet bemerkt man unter den Zellen des vierten Quartetts einzelne Mitosen, deren Spindelachsen in verschiedenen, für die Teilung oft sehr ungünstigen Richtungen liegen. Die Entodermplatte wächst also und vertieft sich zugleich, so daß der sich ausbildende Entodermsack in gleichem Maße an Tiefe und Weite gewinnt.

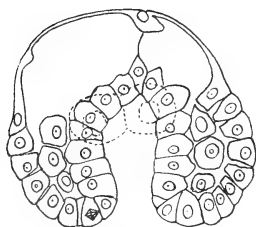
Der Blastoporus bleibt dabei rund, ziemlich weit und liegt fast central. Von den 13 Zellen, welche die einsinkende Entodermplatte umrandeten, haben sich einige geteilt, andre sind tiefer eingesunken. Wir sehen (Fig. 70) das innere Paar der Mikromeren des sekundären Mesoderms geteilt und zugleich tiefer eingesunken, desgleichen ist das jederseitige äußere Paar von den Zellen  $3a^{112}$ ,  $3a^{122}$  und  $3b^{112}$ ,  $3b^{122}$  überdeckt; auch die seitlichen Grenzzellen  $2a^{222}$  und  $2c^{222}$  sowie die hinteren  $3c^{22}$ ,  $3d^{21}$  pflegen oft um diese Zeit geteilt zu sein, so daß die Zahl der die Entodermscheibe umrandenden Zellen in dieser Phase eventuell von 13 auf 16 steigen kann.

Während das Entoderm immer tiefer einsinkt und die Zahl seiner Komponenten stetig wächst, finden auch im Ecto- und Mesoderm rege Teilungen und durch dieselben veranlaßten Verschiebungen statt.

Man bemerkt in der Kreuzfigur einen Zuwachs um etwa 5—6 Zellen und zugleich ihre weitere Verschiebung nach vorn, ferner finden sehr rege Teilungen in den Quadranten *a*, *c* und *d* des zweiten Quartetts, in *c* und *d* des dritten Quartetts statt. Am ausgiebigsten sind wohl die Teilungen in den beiden seitlichen Quadranten, deren ventral gerichtete Descendenten bereits jederseits mächtige Buckel gebildet haben. Auch in den vorderen Quadranten des zweiten Quartetts bemerkt man einige Teilungen, welche zur Erzeugung der definitiven Velarzellen führen. Am animalen Pol erheben sich die hinteren Trochoblasten blasenartig

über das Niveau des Keimes, ihnen folgt der bisher eingesunkene hintere Kreuzarm, es ist der erste Schritt zur Differenzierung der Kopfblase. Die vordere Kreuzpartie fällt jetzt sehr abschüssig nach vorn ab, so daß der Keim in der Seitenansicht die Gestalt eines stumpfen Kegels gewinnt. Auch das primäre Mesoderm ist während der ersten Phase der Gastrulation in weiterer Entwicklung begriffen, denn es werden nicht nur stets neue Mikromeren seitens der medianen Makromeren erzeugt, sondern es entstehen durch Teilung der äußeren Makromeren die Nephroblasten. Im noch rascheren Tempo schreitet die Entwicklung des sekundären Mesoderms fort, das bereits weit nach hinten reichende Streifen ausbildete und noch immer rege Teilungen aufweist.

Durch diese fortschreitende Entwicklung der beiden Mesodermanlagen, sowie durch den Einstülpungsprozeß des Entoderms wird die Furchungshöhle fast ganz zum Schwunde gebracht und ihre Stelle nimmt jetzt die sich ausbildende Kopfhöhle ein.



Textfig. 9.  
Frontalschnitt einer Gastrula mit  
weit offenem Blastoporus.

Indem wir nun zu den Erscheinungen der Gastrulation selbst zurückkehren, wenden wir zunächst die Aufmerksamkeit auf das recht auffällige Verhalten der am vorderen Rande des Blastoporus befindlichen Zellen 2b<sup>2221</sup> und 2b<sup>2222</sup>. Sie lagen nämlich nach ihrem Entstehen und noch beim Beginn der Gastrulation genau hintereinander, während

der letzteren erfahren sie zunächst eine leichte Drehung nach links, werden sodann gegeneinander verschoben und gelangen schließlich in eine bilaterale, mediane Lage, in der sie bis zur völligen Ausbildung des Stomodäums verharren (Fig. 71). Selbstverständlich steht ihre Lageänderung im innigen Zusammenhange mit dem asymmetrischen Wachstum des Keimes, welches sowohl in der stärkeren Entwicklung der rechten Seite als insbesondere in der Verzerrung der Kreuzfigur zum Ausdruck kommt.

An der Textfig. 9, welche den Frontalschnitt eines Gastrulastadiums mit weit klaffendem Blastoporus darstellt, sieht man ganz deutlich die asymmetrische Entwicklung der beiderseitigen Körperhälften, von denen die rechte viel stärker ausgebildet erscheint als die linke. Die unmittelbare Ursache dieser Asymmetrie, sowie der Zeitpunkt ihrer ersten Erscheinung ließ sich nicht mit Sicherheit feststellen. Es wurde bereits beim Entoderm hervorgehoben, daß sich der



Beginn derselben bei *Physa* nicht auf eine einzelne Entodermzelle zurückführen läßt, wie dies CONKLIN bei *Crepidula* und CASTEEL bei *Fiona* ('04) gelungen ist. Sie mag vielmehr durch eine ungleichmäßige Entwicklung des Mesoderms und der Quadranten *c* und *d* bedingt und bereits auf viel früheren Entwicklungsstadien vorbereitet sein.

Kehren wir aber zum Blastoporus zurück. In Fig. 70 hatte er eine rundliche Form, sie geht aber schon an den allernächsten Stadien in eine langgezogene schlitzförmige über und, indem sich der Schlitz nach vorn verbreitert, wird die bekannte weitklaffende Form des Blastoporus gewonnen, wie sie aus unsrer Fig. 71 zu ersehen ist. Sie resultiert einerseits aus der raschen Verbreiterung der vorderen Partie des Embryos, anderseits aus dem gleichzeitigen üppigen Wachstum der beiden Quadranten des zweiten Quartetts *a* und *c*, infolgedessen der Schlitz nach hinten in einen scharfen Winkel ausgezogen erscheint, schließlich aus dem seitens der Descendenten der Quadranten *c* und *d* von hinten ausgeübten Drucke.

Nach übereinstimmender Ansicht mehrerer Autoren bewirkt der letztere von den drei Faktoren das Vorwärtsschieben und im Verein mit dem zweiten den endgültigen Verschluß des Blastoporus, wobei der vordere Rand desselben, also in erster Linie die Zellen  $2b^{2221}$  und  $2b^{2222}$  als relativer Fixpunkt angenommen werden. Der ganze Vorgang des Verschlusses oder, wie wir es nennen wollen, der Zusammenschnürung des Blastoporus, beruht also auf dem Zusammenwirken mehrerer Faktoren, welches sich im einzelnen nicht analysieren läßt. Ihre Wirkung wird gewiß durch die gleichzeitige Ausbildung der Kopfblase und des Archenteronsackes in bedeutendem Maße unterstützt. Die Folge dieses Zusammenwirkens ist einerseits die verhältnismäßig rasche Verengung des Blastoporuschlitzes, anderseits die Verkürzung desselben, welche öfters als Verwachsung seiner Lippen in der Richtung von hinten nach vorn aufgefaßt wird. Man gewinnt wohl aus manchen Bildern den Eindruck als wenn die Verkürzung der Blastoporuslippen in der Tat nur durch die Concrescenz zustande kommen müßte, indessen liefert eine schärfere Beobachtung den Beweis, daß letztere höchstens nur auf einer ganz kurzen Strecke stattfindet. Denn man bemerkt, daß sich die hinteren Zellen  $3c^{222}$  und  $3d^{211}$  keilförmig stark nach vorn verlängern und zwischen die beiden seitlichen Ectodermwülste gleichsam hineingetrieben werden, daß ferner, in der letzten Phase, vor denselben nur noch ein Paar schmale Zellen in der Medianlinie (?  $3c^{21}$  und  $3d^{22}$ ) liegen, welche aber schon unmittelbar an die Blastoporusöffnung

grenzen, welch letztere schließlich von nicht mehr als im ganzen zehn Zellen umrandet wird. Es kann also von einer Verwachsung der Blastoporuslippen auf einer längeren Strecke keine Rede sein, vielmehr von einer Zusammenschnürung derselben, wie dies SOBOTTA<sup>1</sup> u. a. auch für *Amphioxus* annehmen. Um den Mechanismus dieser Zusammenschnürung zu verstehen, muß man sich die in den beiden Hauptebenen liegenden Zellengruppen als elastische Federn denken, von denen die hintere am stärksten wirkt.

Es erübrigt uns noch der Schicksale der oben aufgezählten Randzellen des Blastoporus mit einigen Worten zu gedenken. Von den vorderen werden die acht Mikromeren des sekundären Mesoderms und ihre Descendenten ganz bestimmt eingestülpt, ferner ein Teil von den unmittelbar hinter ihnen liegenden acht Zellen  $3a^{112+122}+\dots$ ,  $3b^{112+122}+\dots$ , während die übrigen an der Oberfläche verbleiben und später die vordere Umrandung der beiden, vom zweiten Quartett (*a* und *c*) herstammenden, Ectodermwülste bilden. Die vier seitlichen Randzellen  $2a^{22}$ ,  $2c^{22}$  werden nach ihrer Teilung insgesamt eingestülpt, von den hinteren verbleiben die medianen Makromeren  $3d^{211}+\dots$ ,  $3e^{222}+\dots$  an der Keimoberfläche und werden, wie bereits erwähnt, ganz nach vorn verschoben. Von den in den Ecken befindlichen Mikromeren werden nur zwei bis drei innere jeder Seite eingestülpt, während die äußeren, namentlich die den Mutterzellen  $3c^{11}$ ,  $3c^{12}$ ,  $3d^{11}$ ,  $3d^{12}$  entstammenden, an der Oberfläche verbleiben, um später die hintere Umrandung der oben erwähnten Ectodermwülste zu bilden.

Man ersieht, daß das Verhalten dieser, oft als »Stomatoblasten« bezeichneten Zellen, verschieden ist und, daß sie nicht alle in dieselbe Kategorie einbegriffen werden können. Wie wir dies beim Darmkanal näher ausführen werden, werden sie gar nicht zur Bildung des Stomodäums, sondern vielmehr zu derjenigen des primären Schlundes verwendet.

Der Vergleich dieser Randzellen mit solchen bei andern Formen zeigt im allgemeinen eine große Übereinstimmung (namentlich besteht dieselbe im hohen Grade zwischen *Physa* und *Fiona*), er läßt sich aber sonst in Ermangelung sicherer Angaben über die Endschicksale derselben nicht weit ziehen und würde sogar in den allgemeinsten Zügen auf lauter Vermutungen stoßen, wie dies aus den

<sup>1</sup> Vgl. S. SOBOTTA, Beob. über d. Gastrulationsvorg. beim *Amphioxus*. Verh. Würzb. Medic. Ges. 1897.

diesbezüglichen Ausführungen ROBERTS ('03) S. 167—170 zu ersehen ist.

Der Blastoporus schließt sich bei *Physa* nie gänzlich und wenn man auch öfters an Totalpräparaten seinen gänzlichen Verschuß zu finden glaubt, so überzeugt man sich dennoch an Schnitten, daß es nur eine Täuschung war.

Bei *Planorbis* (HOLMES) soll sich der Blastoporus schließen, während er bei *Planorbis* (RABL) offen bleibt. Solcher Widersprüche gibt es mehrere; sowohl im Anneliden- als auch im Molluskenkreise, und sie liefern nur den Beweis, daß die diesbezüglichen Beobachtungen ungenau sind, denn es ist kaum anzunehmen, daß im Bereich eines und desselben Genus solche fundamentale Gegensätze bestehen können.

Wir konnten uns bei *Physa* an Schnittserien überzeugen, daß der primäre Schlund gleich am Eingange zeitweilig durch den Druck der umgebenden Mesoderm- und Eiweißzellen verschlossen wird. Es mag sein, daß auch der Blastoporus für eine ganz kurze Zeit so stark verengt wird, daß er augenblicklich als verschlossen erscheinen könnte.

Wenn wir uns noch zum Schluß die Frage aufwerfen, welchem Typus die Gastrula von *Physa* angehört, so können wir sie vom Standpunkte des Schemas weder dem rein embolischen noch dem rein epibolischen anreihen, denn für den ersteren fehlt als Ausgangsform das charakteristische Blastulastadium, gegen den letzteren spricht die successive Einstülpung des Entoderms. Wir können also diesen Gastrulatypus als eine Zwischenform betrachten, wie sie auch bei *Planorbis* (RABL et HOLMES) u. a. zu finden ist.

Was den Vorgang der Gastrulation selbst betrifft, so können wir denselben selbstverständlich keineswegs auf die Tätigkeit rein mechanischer Faktoren zurückführen. Ein Blick auf die Fig. 81, wo die spontan von den Ecto- und Entodermzellen ausgeschieden Fortsätze geradezu einen Wald bilden, liefert uns wohl die beste Überzeugung von der Aktivität der Blastomeren während des Gastrulationsprozesses.

Schließlich mag noch nachdrücklich hervorgehoben werden, daß das entodermale Material von dem ectodermalen bereits vom 36-zelligen Stadium an histologisch streng geschieden erscheint, so daß wir beim Beginn der Einstülpung eine ganz scharf ausgeprägte Grenze zwischen den beiden Keimblättern nachweisen können. Dieses Verhalten weist auf eine sehr frühzeitige Differenzierung des Entoderms hin, welche wir bereits bei Erörterung der Frage nach der Zahl der Ectomerenquartette S. 577 in den Vordergrund gestellt haben.

### III. Entwicklung der Organe.

#### 18. Larvale Organe.

Wir beabsichtigen in der nachfolgenden Darstellung der Organogenese kein vollständiges Bild der Entwicklung der Larve von *Physa* zu geben, sondern nur unsre Beobachtungen über die Bildung einzelner Organe, welche uns ein größeres Interesse zu bieten schien, zu verzeichnen. Bezüglich der stufenweisen Entwicklung der äußeren Form der Larve, welche zum Verständnis der Organentwicklung unumgänglich notwendig ist, müssen wir auf die fast ganz identischen Vorgänge bei *Planorbis* (RABL und HOLMES) hinweisen, welche von den genannten Autoren, namentlich vom ersteren, eingehend berücksichtigt und in Wort und Bild dargestellt werden.

Wir beginnen mit den larvalen Organen.

##### a. Das Velum.

An der Zusammensetzung des Velums von *Physa* beteiligen sich ausschließlich die Zellen des ersten und zweiten Quartetts, namentlich die vier vorderen Trochoblasten  $1a^{21}$ ,  $1a^{22}$  und  $1b^{21}$ ,  $1b^{22}$ , sowie die Descendenten der Zellen des zweiten Quartetts  $2b^{121}$ ,  $2b^{122}$  und  $2b^{211}$ ,  $2b^{212}$ , zu welchen noch die vordere Tipzelle  $2b^{11}$  hinzutritt, die, wie bereits bekannt, entweder ganz ungeteilt bleibt oder aber sich äqual und bilateral teilt. Demnach setzt sich die erste Anlage des Velums bald aus 9, bald aus 10 Zellen zusammen.

Die vier Trochoblasten bleiben bei der weiteren Differenzierung des Velums ungeteilt, sie rücken während der Umbildung der vorderen Partie der Kreuzfigur immer weiter nach außen und nehmen schließlich ihre definitive Lage ganz an der Außenseite der Scheitelpplatten ein (Fig. 79, 80). Die dem zweiten Quartett angehörigen Komponenten teilen sich in acht Zellen schon während oder kurz nach der Gastrulation, so daß das Velum auf der nächsten Stufe seiner Ausbildung aus 13 bzw. 14 (falls  $2b^{11}$  geteilt wird) Zellen besteht. Diese liegen anfangs alternierend, später bilden diejenigen des zweiten Quartetts eine einfache Reihe, welche über dem Munde und seitwärts um die beiden Scheitelpplatten zieht und jederseits an der Basis der Kopfblase endigt. Über den beiden Enden dieser Zellreihe liegen je zwei inzwischen enorm entwickelte Trochoblasten, weshalb hier das Velum zweireihig, während der ganze übrige Teil nur einreihig ist (Fig. 79, 80).

Die Zusammensetzung und Form des ausgebildeten Velums tritt am klarsten an gelungenen Silbernitrat-Präparaten hervor (Fig. 79, 80), an denen es als ein heller Streifen mit scharf markierten Zellgrenzen sich von den dunkler gefärbten Partien anderer Organe scharf abhebt. An solchen Präparaten kann man auch die Überzeugung gewinnen, daß außer den Zellen des zweiten Quartetts im Quadranten *B* sonst keine andern accessorischen Komponenten an der Bildung des Velums teilnehmen.

An Stadien mit vollkommen ausgebildeter Kopfblase, mit Anlage der Schalendrüse, des Fußes und des Stomodäums, konnten im Velum etwa 21—23 Zellen unterschieden werden, von denen nur vier den primären Trochoblasten, die übrigen dem zweiten Quartett *b* angehören. Es ist nicht ausgeschlossen, daß an späteren Stadien durch Teilung der Descendenten dieses Quartetts noch ein kleiner Zuwachs entsteht, wiewohl dies nach unsern Beobachtungen wenig wahrscheinlich ist. Aber auch ohnehin dürfte das Velum von *Physa* als ein wohlentwickeltes larvales Organ angesehen werden, da das Velum der Anneliden und der primitiven Molluskenformen in der Regel nicht mehr als 25—30 Zellen enthält. Bei *Planorbis* (RABL) scheint das Velum noch stärker ausgebildet zu sein, da es hier zweireihig sein soll. Merkwürdigerweise ist es bei dem amerikanischen *Planorbis trivolvis* nach HOLMES nur aus 11 Zellen zusammengesetzt, also verhältnismäßig ganz rudimentär. Diese auffallenden Unterschiede dürften aber nur darauf beruhen, daß es auf späteren Stadien schwierig ist, die einzelnen Komponenten genau zu unterscheiden und zu zählen.

Unter den Velarzellen erreichen die primären Trochoblasten die stärkste Ausbildung, sie bilden mächtige Vacuolen aus und erheben sich infolgedessen bedeutend über das Niveau der Keimoberfläche, so daß sie von vorn oder hinten betrachtet zwei an den Seiten des Körpers angebrachten Henkeln ähnlich sehen. Bei *Physa* sieht man, wenigstens zeitweise, an diesen größten Velarzellen Flimmern, welche bei *Planorbis* (RABL) nicht ausgebildet werden. Ihr Plasma enthält zahlreiche gelbliche Körnchen, vielleicht Excretkörnchen? Diese vier Zellen zeigen schon am Gastrulastadium eine ganz eigentümliche Gestalt, indem sie mehrere Pseudopodien in die Furchungshöhle ausschicken — ein Beweis ihrer wichtigen, physiologischen Rolle.

Vergleichende Betrachtungen über das Velum der Mollusken und Anneliden sind bereits so oft und so eingehend durchgeführt worden, daß es überflüssig ist, einzelne Tatsachen nochmals vorzuführen. Fast alle Autoren sind darüber einig, daß unter den das Velum der Mol-

lusken und Anneliden zusammensetzenden Zellen bloß die primären Trochoblasten und ihre Abkömmlinge ganz homolog sind, während die übrigen teils dem ersten, teils dem zweiten oder sogar dritten Quartett entstammenden Komponenten, deren Zahl und Art der Verwendung beim Aufbau des Velums recht verschieden sein kann, nicht mehr streng homologisiert werden dürfen. Somit kann das Velum als Ganzes eben seiner wechselnden Zusammensetzung halber nur in ganz speziellen Fällen als ein absolut homologes Gebilde angesehen werden. Schon unter den Anneliden gibt es Formen wie: *Amphitrite*, *Arenicola*, *Podarke*, *Thalassema*, bei denen zwar die Zusammensetzung des Velums aus den Derivaten der primären Trochoblasten vollkommen identisch zu sein pflegt, während aber bei einigen derselben zu diesem Grundstock des Velums noch einige von den »intergirdle«-Zellen und Derivaten des zweiten Quartetts aus den Quadranten *A*, *B*, *C* hinzukommen, beschränkt sich seine Zusammensetzung bei den andern entweder ausschließlich auf die Trochoblasten oder auf diese und einen ganz geringen Anteil von accessorischen Bestandteilen, oder aber es wird nicht einmal die volle Zahl der Trochoblasten (d. i. 16) zum Aufbau des Velums verwendet. Mit Rücksicht auf diese Unterschiede hat sich CHILD ('99) gegen eine spezielle Homologisierung dieses Organs selbst im Annelidenkreise erklärt, während MEAD ('98) nicht nur eine vollkommene Homologie des Annelidenvelums anerkennt, sondern auch des letzteren und des Mollusken-Velums. Zwischen den Komponenten des Prototrochs verschiedener Typen bestände nach ihm dieselbe genetische Beziehung, wie zwischen den einzelnen Skelettteilen der Extremitäten der Vertebraten. Diese Ansicht teilt auch TORREY ('03) auf Grund seiner Befunde bei *Thalassema*, deren Velum aus genau denselben Descendeten der sog. primären Prototrochzellen gebildet wird, wie dasjenige von *Amphitrite*, *Arenicola*, *Podarke* u. m. a. Der Umstand, daß die 16 Prototrochzellen bald vollzählig, bald nur zum großen Teile in die Bildung des Velums eingehen, sowie daß die accessorischen Bestandteile verschieden sein können, bildet nach der Ansicht der genannten Autoren ebenso wenig eine Einschränkung der Homologie des ganzen Organs wie die wechselnde Zusammensetzung der Extremitäten in einzelnen Vertebratenklassen.

Am meisten nähert sich dem typischen Prototroch der Anneliden das Velum von *Ischnochiton* (HEATH, '99) und *Trochus* (ROBERT, '03), da der centrale Teil desselben aus 16, den Prototrochzellen der Anneliden homologen Zellen besteht. Freilich findet man bei der

Mehrzahl der marinen und Süßwasser-Gasteropoden diese Zahl stark reduziert, aber der Rest, welcher bei den meisten der untersuchten Formen vier Zellen beträgt, entspricht vollkommen den primären Prototrochzellen der Anneliden.

Was die accessorischen Bestandteile des Velums der Gasteropoden betrifft, ist nach unsrer Ansicht zurzeit ein tiefgehender Vergleich kaum zwischen zwei bis drei Formen möglich, sonst lauten die Angaben so unbestimmt<sup>1</sup> und sind so unzulänglich, daß es sich wohl nicht lohnt, dieselben miteinander zu vergleichen. Im allgemeinen geht aus den bisherigen Angaben über die Zusammensetzung des Velums der Gasteropoden nur so viel sicher hervor, daß die hinteren primären Trochoblasten nur ausnahmsweise als Velarzellen fungieren, dagegen kommt diese Eigenschaft den vorderen durchgehends zu. Als accessorische Bestandteile des Velums erscheinen fast allgemein die Zellen des zweiten Quartetts und zwar entweder nur im Quadranten *B* oder auch in *A* und *C*.

Mit der Ausbildung des Velums tritt die Larve in das charakteristische Trochophorastadium ein, welches vielfach als eine Grundform aller Molluskenlarven aufgefaßt wird. Ihre phyletische Beziehung zur Trochophora der Anneliden wurde gar oft als erwiesen dargestellt, neuerdings äußert MEISENHEIMER (*Dreissensia* '01) die Überzeugung, »daß der enge Zusammenhang von Anneliden und Mollusken durch das Bindeglied der Trochophoralarve als eine durchaus bewiesene Tatsache der vergleichenden Entwicklungsgeschichte betrachtet werden muß«.

Ohne uns auf diese Frage näher einlassen zu wollen, möchten wir nur bemerken, daß wir diesen vermeintlichen Beweis bloß als eine subjektive Ansicht betrachten, welche ebensowenig die Verwandtschaftsverhältnisse der Mollusken und Anneliden aufzuklären vermag wie die auffallende Übereinstimmung in den Furchungsprozessen beider Typen.

#### b. Urnieren.

Über den Bau und die Entwicklung dieses larvalen Organs bei den Pulmonaten lagen bis auf die neueste Zeit nur vereinzelte, meist unsichere und sich widersprechende Angaben vor. Erst im Jahre 1899 hat J. MEISENHEIMER eine größere Zahl von Arten sowohl aus der Gruppe der Basommatophoren, als auch der Stylom-

<sup>1</sup> CASTEEL ('04) hebt in seiner Arbeit über *Fiona* hervor, daß es ihm trotz vieler Mühe nicht gelungen ist die Zusammensetzung des Velums genau kennen zu lernen, was auch seine diesbezüglich unklaren Figuren bestätigen.

matophoren einer eingehenden vergleichenden Untersuchung unterzogen, aus der sich folgende, für die richtige Auffassung der Morphologie der Urniere wichtige Sätze ergeben haben:

1) Die Urniere der Basommatophoren besteht ganz konstant aus vier Zellen, d. i. zwei Excretionszellen, einer Wimperzelle und einer ausführenden Zelle, dagegen stellt diejenige der Stylommatophoren ein typisches Epithelrohr dar.

2) Das innere Ende der Urniere ist in beiden Gruppen gegen die Leibeshöhle vollkommen abgeschlossen und zwar in der ersteren durch eine einzige, in der letzteren mindestens durch zwei, in der Regel aber durch mehrere Wimperzellen.

3) Bei *Limax maximus* ist die Urniere nach MEISENHEIMER ('98) ein »rein ectodermales Gebilde, zu dem das Mesoderm auch nicht den geringsten Beitrag geliefert hat« (S. 584), bei den Basommatophoren entsteht sie vermutlich ebenfalls aus dem Ectoderm.

4) Im Bau der Urnieren beider Gruppen besteht kein prinzipieller Gegensatz, sie lassen sich vielmehr unter einen einheitlichen Gesichtspunkt bringen.

Über Stylommatophoren fehlen mir eigne Beobachtungen, dagegen bin ich in der Lage, nach sorgfältigen und erschöpfenden Untersuchungen an *Physa*, einem Repräsentanten der Basommatophoren, die Angaben MEISENHEIMERS, betreffend die Nierenstruktur dieser Form, in vollem Umfange zu bestätigen. Da es ferner für mich keinem Zweifel unterliegt, daß die Beobachtungen, welche derselbe außer an *Physa*, noch an drei andern Arten jener Gruppe, d. i. an *Planorbis corneus*, *Limnaea stagnalis* und *Ancylus fluviatilis* gemacht hat, ebenso genau und zuverlässig sein werden, so halte ich die wichtige Frage nach dem Bau der Larvenniere der genannten Gruppe für endgültig gelöst. Infolgedessen erachte ich es für ganz überflüssig, mich an dieser Stelle über anders lautende Angaben sonstiger Autoren auszulassen, zumal bereits MEISENHEIMER die betreffende Literatur genügend berücksichtigt hat.

Ergänzend möchte ich nur hervorheben, daß HOLMES in einer später erschienenen Arbeit ('00) über *Planorbis trivolvis* bezüglich der Morphologie der Urniere noch auf dem Standpunkte älterer Autoren, namentlich RABLS, steht, indem er den inneren Arm dieses Organs aus einer Reihe von durchbohrten Zellen zusammengesetzt und gegen die Leibeshöhle offen sein läßt: »The inner arm is directed toward the head, it is formed of a row of perforated cells, and the lumen is ciliated and provided with a ciliated opening near the end«



(p. 422). Diese Angabe muß ich entschieden für unrichtig halten, denn es ist kaum anzunehmen, daß bei zwei Arten derselben Gattung, d. i. *Planorbis corneus* und *Planorbis trivolvis*, in der Struktur ein und desselben Organs ein so prinzipieller Unterschied obwalten könnte. HOLMES mochte sich durch den Umstand täuschen lassen, daß in vorgerückten Stadien außer den vier typischen Zellen noch mehrere andre mesodermale Elemente an dem Aufbau der Urniere sich zu beteiligen scheinen. Indessen sind es Zellen, welche zwar allerdings sich an die echten Urnierzellen mehr oder minder eng anschließen, jedoch bloß die Befestigung und wahrscheinlich auch die Ernährung derselben zu besorgen haben, während die Aufgabe der Excretion und Ausführung der Excretstoffe ausschließlich den vier typischen Konstituenten zufällt. Ebenso halte ich die Angabe HOLMES', daß das Lumen des inneren Armes bewimpert ist, für unrichtig.

Schließlich mag noch erwähnt werden, daß die von RABL für *Planorbis corneus* beschriebenen Verhältnisse ebenfalls auf eine Ungenauigkeit der Beobachtung zurückzuführen sind. Es sollen nämlich nach diesem Autor die beiden Urnierenschenkel gegen die Leibeshöhle offen sein, ferner soll die Urniere als »hereditives Uroorgan« erhalten sein, welches nicht mehr funktioniert und ein kleiner, durchbohrter Fortsatz der Riesenzelle soll das Rudiment eines obliterierten ursprünglichen Ausführungskanals repräsentieren. Wie sich nun aus meinen eignen und fremden Untersuchungen an mehreren Basommatophoren ergibt, ist die Urniere ein regelrecht funktionierendes, proximal mit einer großen seitlich komprimierten Wimperzelle anhebendes, mit einer kolossalen Excretionszelle, der sog. »Riesenzelle« versehenes und mit einer einzigen Mündungszelle nach außen sich öffnendes Excretionsorgan.

---

Über das Verhältnis der Urniere zu den Keimblättern gehen die Ansichten der Autoren sehr weit auseinander. Nach FOL (1880) soll sich das ganze Organ aus einer Einstülpung des Ectoderms entwickeln, während nach ERLANGER bei *Bythinia* ('91), *Planorbis* und *Limnaeus* ('95) wenigstens der Ausführungskanal aus diesem Keimblatte hervorgehen soll. Nach WOLFSON (1880) entsteht bei *Limnaeus stagnalis* die Urniere aus einer großen Ectodermzelle, die sich unter das Velum hineinschiebt. Nur RABL leitet die Urniere bei *Planorbis* (1879) in ihrem ganzen Umfange von den Mesodermstreifen ab; ihm schließt sich HOLMES auf Grund seiner Studien an der amerikanischen Art *Pl. trivolvis* an, ohne jedoch direkte Beweise für die

Richtigkeit seiner Meinung vorzubringen. Bezüglich des Ausführungsganges bleibt er allerdings im Zweifel, ob dieser vom Mesoderm oder aber den Befunden ERLANGERS gemäß vom Ectoderm abzuleiten sei; ferner\* äußert er auch über die Entstehungsweise des Excretionskanals bloß Vermutungen. Überhaupt stützen sich die Ausführungen dieses Autors lediglich auf fragmentarische Beobachtungen, welchen bloß eine einzige Figur (Taf. XXI, Fig. 52) zugrunde liegt. Schließlich gelangt MEISENHEIMER (l. c.) auf Grund seiner bloß gelegentlichen (nach eigenem Geständnis) Beobachtungen und, wie es scheint, hauptsächlich unter dem Eindrucke seiner an *Limax maximus* ('99) erzielten Resultate zu der Überzeugung, daß die Urniere im Gegensatz zu RABLS Ansicht »eher direkt vom Ectoderm als vom Mesoderm abzuleiten ist«<sup>1</sup>.

Angesichts dieses Widerstreites der Meinungen und in Anbetracht der Wichtigkeit des Gegenstandes schien es nun dringend geboten, die Sachlage durch eigne Untersuchungen festzustellen, zumal dieselben von keinem meiner Vorgänger hinlänglich genau durchgeführt worden sind.

Nachdem ich nun die Differenzierung dieses Organs bei *Physa* Schritt für Schritt verfolgt habe, bin ich in der Lage, dieselbe bis auf die Urmesodermzelle *4d* zurückzuführen und den tatsächlichen Beweis zu erbringen, daß die Urniere bei dieser Basommatophoren-Gattung in ihrem ganzen Umfange dem Mesoderm entstammt.

Wie sich die Sache bei den Stylommatophoren verhält, ob nämlich deren Urniere durchgehends ectodermaler Abkunft ist, oder aber ob sich vielleicht auch mesodermale Elemente an ihrem Aufbau beteiligen, bleibt für mich nach wie vor unentschieden.

Auf das Verhältnis der beiden oben charakterisierten Bautypen zueinander wollen wir erst am Schlusse unsrer Darstellung zurückkommen.

Indem wir jetzt zur Schilderung der Entwicklung der Urniere bei *Physa* übergehen, müssen wir des Zusammenhanges halber die wichtigsten Tatsachen aus den Kapiteln über den Furchungsprozeß und das primäre Mesoderm in Erinnerung bringen.

Wir haben dort ein Stadium kennen gelernt, wo die Urmesodermzelle *4d* sich in zwei äquale Descendenten *4d*<sup>1</sup>, *4d*<sup>2</sup> (*M*<sup>1</sup>, *M*<sup>2</sup>) bilateral geteilt hat, ferner ein solches, wo die letzteren nach Abschnürung

<sup>1</sup> Bei *Dreissensia* leitet MEISENHEIMER ('01) die Urniere aus dem Ectoderm ab, während sie HATSCHKE bei *Teredo* aus dem Mesoderm und STAUFFACHER bei *Cyclus* teils aus dem Ectoderm teils Mesoderm ableitet.

von zwei Mikromeren ( $m^1$ ,  $m^1$  bzw.  $4d^{11}$ ,  $4d^{21}$ ) sich abermals äqual, jedoch diesmal in horizontaler Richtung geteilt haben, nämlich am Stadium von 97 Zellen (Taf. XX, Fig. 48b). Nach dieser letzteren Teilung scheint die endgültige Sonderung des mesoblastischen Materials vom nephroblastischen vollzogen zu sein, denn von nun an verfolgt jedes von den neu entstandenen Zellpaaren seine eignen Wege. Das mittlere erzeugt nämlich noch eine Reihe von Mikromeren und teilt sich schließlich auf dem Veliger-Stadium mehrere Male bald vollkommen äqual, bald subäqual, um die hinteren Mesodermstreifen zu bilden, das äußere dagegen schnürt bloß zwei Paare von Mikromeren ab, worauf es sich vollkommen äqual teilt und die beiden Hauptzellen liefert, aus denen sich die Urniere herausbildet und die wir somit als Nephroblasten ( $N$ ) bezeichnen können. Die Abgabe des ersten verhältnismäßig großen Mikromerenpaares erfolgt am Stadium von 125—135 Blastomeren und zwar in der Richtung nach hinten und unten. Diese Descendenten ( $m_3$ ) lehnen sich an die medianen Makromeren derart an, daß sie dieselben zum Teil von oben überdecken (Fig. 66).

Nach einer längeren Ruhepause erfolgt bei etwa 160—180 Zellen die nächste, abermals auffallend inäquale Teilung der Nephroblasten ( $M_{11}$  und  $M_{21}$ ), bei welcher winzige Tochterzellen  $m_5$  zwischen die Mutterzellen und die medianen Nachbarzellen  $M_{12}$  und  $M_{22}$  förmlich eingezwängt werden (Fig. 66, 82b). Der Teilungsakt selbst ist in der Prophase dem nächstfolgenden ähnlich und könnte leicht mit demselben in bezug auf die Zeitfolge verwechselt werden oder ganz der Beobachtung entgehen; derselbe muß somit an einer ununterbrochenen Reihe von Entwicklungsstadien festgestellt werden, was bei *Physa* geschehen ist.

Die soeben dargestellte zweimalige und jedesmal im verschiedenen Grade inäquale Teilung der vorderen (äußeren) Makromeren, unsrer Nephroblasten, führt zu ihrer endgültigen Differenzierung. Da wir auf diese Differenzierungsteilungen bereits bei Besprechung des primären Mesoderms hinweisen, so gehen wir hier gleich zur Darstellung der weiteren Entwicklung der Nephroblasten über. Ihre nächste Teilung ist vollkommen äqual (Taf. XXIV Fig. 82) und findet erst beim Beginn des Einsinkens der Entodermplatte, zuweilen etwas früher oder später statt.

Unmittelbar nach der vollzogenen Teilung liegen die beiden vollkommen gleichen Tochterzellen in derselben Ebene mit den medianen Mesodermzellen und verbleiben in derselben, solange sie noch der

Zwischenkörper verbindet (Taf. XXIV, Fig. 82,  $N_1$ ,  $N_2$ ). Ist aber die Trennung erfolgt, alsdann werden aus dieser Lage die vorderen nach oben verschoben, während die hinteren tiefer gegen die Bauchseite rücken. Vor der Trennung und kurz nach derselben beurkunden alle vier Nephroblasten den genetischen Zusammenhang mit dem medianen Mesoderm durch den identischen histiologischen Charakter, namentlich durch den allen Mesodermmakromeren eigentümlichen, gelblichen, von feinen Dotterkörnchen herrührenden Farbenton, welcher sie von den nächstliegenden Zellen des sekundären Mesoderms, sowie von den Ectodermzellen sehr leicht unterscheiden lernt.

Das hintere Paar strebt von nun an auf dem kürzesten Wege seinem Endsicksale zu; ohne sich zu teilen wächst es nämlich sehr rasch und überholt binnen kurzem alle übrigen Mesodermzellen an Größe, wobei auch die Kerne in gleichem Maße wachsen und zu kolossalen Bläschen mit einem reich verästelten Chromatinnetze und einem großen Nucleolus anschwellen. Während dieser Umbildung lassen sich diese Zellen schon als die künftigen »Riesenzellen« der Urniere unzweifelhaft erkennen, welche, wie eingangs erwähnt wurde, den Kern dieses Organs bilden. Zu ihrer vollendeten Ausbildung fehlt nur noch der intracelluläre Excretionsgang, welcher sich erst später ausbildet.

Das vordere Nephroblastenpaar  $N_2$  (Fig. 85a) macht zunächst eine stark inäquale Teilung durch, wobei die Teilungsspindeln bald harmonisch nach einer Richtung sich einstellen, bald eine divergente Lage zeigen. Die kleinen chromatinreichen Tochterzellen werden aber immer nach innen gegen die Archenteronwand, bzw. nach oben gegen die spätere Kopfblase abgeschnürt und lehnen sich den entsprechenden Riesenzellen an (Taf. XXIV, Fig. 85a, b). Die inäquale Teilung des zweiten Nephroblastenpaares ist gleichsam eine Wiederholung der zweiten Differenzierungsteilung ihrer Mutterzellen  $M^{21}$  und  $M^{11}$ .

Die Riesenzelle ist zu dieser Zeit bereits von mehreren Mikromeren umgeben, von denen zwei, an ihrem oberen Rande gelegenen, dem primären Mesoderm entstammen, während die dritte, welche an ihrem vorderen und unteren Rande sich befindet, zwar denselben Charakter wie die zwei oberen zeigt, zweifellos von keinem der beiden Nephroblastenpaare, sondern allem Anscheine nach von einer Zelle des sekundären Mesoderms erzeugt wird.

Ähnliche Mikromeren erscheinen auch am vorderen Ende der beiden vorderen Nephroblasten und mögen gleichfalls vom sekundären

Mesoderm herstammen, wofür die im letzteren mehrfach beobachteten stark inäqualen Teilungen sprechen (Fig. 82).

Die soeben beschriebene inäquale Teilung der beiden vorderen Nephroblasten wurde wenigstens an acht Keimen beobachtet, unterliegt somit keinem Zweifel. Sie findet bei bereits weit fortgeschrittener Einstülpung des Entoderms statt und ist deshalb schwierig zu verfolgen.

Bis zu dieser Phase konnte man über den Entwicklungsgang der Urnierenanlagen die vollste Klarheit gewinnen, mit dem nächsten Schritt beginnen sich Schwierigkeiten zu häufen und kommen recht verschiedene Bilder zur Beobachtung, welche der sicheren Deutung des wahren Sachverhaltes im Wege stehen. Dazu tragen mehrere Umstände bei, vor allem die rasch fortschreitende Entwicklung und Umbildung der Archenteronzellen, welche große Vacuolen ausbilden und die Mesodermzellen an die Ectodermwand pressen, ferner die ungemein starke Wucherung sämtlicher Mesodermzellen, insbesondere derjenigen des sekundären Mesoderms, welche letztere die Urnierenanlage allseitig umgeben und mit ihr auf verschiedene Weise in Verbindung treten, schließlich das energische Wachstum des Ectoderms und die mit demselben Hand in Hand gehende Umbildung der allgemeinen Gestalt des Embryos. Durch alle diese Umstände wird die genaue Beobachtung der im Innern des Keimes vor sich gehenden Veränderungen an einzelnen Zellen im hohen Grade erschwert, so daß gerade die interessantesten Vorgänge in der definitiven Ausbildung der Urniere sich der unmittelbaren Beobachtung entziehen. Sie müssen vielmehr aus einzelnen Bildern erschlossen werden.

Wir erinnern, daß die fertige Urniere aus drei Zellen besteht, zu denen noch eine ausführende hinzukommt. Die drei Hauptzellen derselben waren nun bereits nach der letzten Teilung der vorderen Nephroblasten vorhanden, d. i. die Riesenzelle, vor ihr die Mikromere, an welche sich ihre Mutterzelle unmittelbar anschließt (Fig. 90). Nichts erscheint also wahrscheinlicher, als daß sich diese drei Zellen zu definitiven Urnierenzellen in der Weise differenzieren, daß das vordere Glied sich an die sog. Scheitelplatte anheftet und in die Wimperzelle, das nächstfolgende in die Excretionszelle umwandelt, während die Riesenzelle sich mit einer Ectodermzelle verbindet und auf diese Weise die Kommunikation des späteren Nierenkanals mit der Außenwelt herstellt wird. In der Tat kommen an Stadien, wo die Kopfblase bereits stark ausgebildet ist und der Embryo rotierende Bewegungen ausführt, Bilder zu Gesicht, welche diese Deutung sehr wahrscheinlich machen.

Man bemerkt z. B. in Fig. 90 vier Zellen, welche wir der Reihe nach mit *nx. I*, *nx. II*, *nx. III* und *nx. IV* bezeichnen, von denen die erste die Ausführungszelle, die zweite die Riesenzelle, die dritte die zweite Excretionszelle und die vierte die Wimperzelle der fertigen Urniere repräsentiert. Ein ganz ähnliches Bild gibt MEISENHEIMER ('99) für die Entwicklung der Urniere von *Ancyclus fluviatilis* (Fig. 2) und deutet es in der oben bezeichneten Weise.

Indessen lehrt eine sorgfältige Untersuchung der Entwicklung dieser Nierenanlage an einer ununterbrochenen Reihe von Entwicklungsstadien, daß der spätere innere Arm derselben nicht aus zwei, sondern aus drei oder gar aus vier Zellen und somit die ganze Anlage aus fünf bzw. sechs anstatt aus vier Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 89a). Dieses Bild wiederholt sich so oft, namentlich an Stadien, wo bereits die Schalendrüse ziemlich tief eingestülpt ist, daß man es keineswegs als eine zufällige Erscheinung betrachten kann. Da aber der innere Arm typisch aus zwei Zellen besteht, so wirft sich die Frage auf, woher diese drei Zellen stammen und welche von ihnen bei der definitiven Konstituierung dieses Armes eliminiert wird? Allem Anscheine nach teilt sich der vordere Nephroblast nach Abschnürung der Mikromere äqual, wofür der histiologische Charakter der an die Riesenzelle proximal sich anreihenden drei Zellen sprechen würde. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß zu den ursprünglichen drei Derivaten der Nephroblasten Elemente des sekundären Mesoderms hinzutreten, welche die Aufgabe haben, das proximale Ende des inneren Urnierenarmes mit der inneren Wand der Kopfplatte zu verlöten.

Dieser zweifelhafte Punkt konnte durch unmittelbare Beobachtung nicht entschieden werden. An einigen Präparaten wurde zwar eine größere Zelle in unmittelbarer Nähe der Riesenzelle in mitotischem Zustande beobachtet, ob dies aber der zweite Nephroblast ist, war nicht zu entscheiden. Alle Bilder, die an Dutzenden von Präparaten beobachtet wurden, sprechen dafür, daß der innere Arm der Urniere sich aus dem hinteren Nephroblasten allein ausbildet und die mit seinen Derivaten in Verbindung tretenden Zellen des sekundären Mesoderms nur zur Anheftung der Wimperzelle dienen. Wie schwierig die Entscheidung dieser Frage ist, lehrt ein Blick auf die Fig. 87, aus der klar zu ersehen ist, welche eine große Menge von gleichgestalteten Zellen die Nierenanlage umgibt.

Maßgebend für die Beurteilung der Genese des ganzen Organs ist die Tatsache, daß schon auf den allernächsten Stadien der innere Arm wieder aus zwei Zellen besteht, von denen die unmittelbar an die

Riesenzelle angereihte bereits die Fortsetzung des inzwischen in der letzteren ausgebildeten Excretionskanals enthält.

Der äußere Urnierenarm besteht aus einer einzigen Zelle, welche sehr frühzeitig mit der Riesenzelle mit breiter Fläche verlötet erscheint. Es ist dies die künftige Ausführungszelle. Die Erforschung ihrer Abkunft bietet die größten Schwierigkeiten. Ist es eine ectodermale oder aber eine mesodermale Zelle und im letzteren Falle stammt sie vom primären oder sekundären Mesoderm ab? Auf die Entscheidung dieser Alternative wurde die größte Sorgfalt verwendet, trotzdem aber Dutzende von Präparaten, sowohl Schnittbilder als auch Totalansichten, verglichen wurden, konnte die Einwanderung einer Epithelzelle nicht nachgewiesen werden. Diese müßte aber unbedingt stattfinden, sobald man bereits an Stadien, wo die Riesenzelle noch keine Spur von einem Kanal zeigt, die spätere Ausführungszelle mit ihr verbunden und in die Furchungshöhle so weit eingesunken findet, daß nur der distale Teil ihres Körpers an das Hautepithel angedrückt erscheint und an Schnittpräparaten von den Ectodermzellen eingefast erscheint, wie dies aus den Fig. 89*a, b* und 90 klar zu ersehen ist. Diese und ähnliche Bilder berechtigen wohl zur Annahme, daß die Ausführungszelle keine Epithelzelle, sondern eine mesodermale Zelle ist, welche an das Epithel gepreßt wird und dessen Zellen auseinander drängt, um mit ihrem distalen Ende an die Oberfläche zu gelangen. Für diese Annahme spricht einerseits der Umstand, daß diese Zelle schon sehr frühzeitig tief in der Furchungshöhle liegt, anderseits, daß die Riesenzelle von dem Ectoderm durch eine mesodermale Schicht geschieden ist, daß die Ausführungszelle unmittelbar nach ihrer Verlötung mit der Riesenzelle den Charakter der angrenzenden Mesodermzellen zeigt, schließlich, daß sie nach Ausbildung des Ausführungskanals nicht mitten zwischen den Ectodermzellen liegt, sondern an dieselben nur angelehnt erscheint (Fig 89 *auxs*).

Trotzdem also das Verhalten bei andern Basommatophoren und bei Stylommatophoren für die ectodermale Abkunft der ausführenden Zelle spricht, konnten wir für dieselbe in den Befunden bei *Physa* keine überzeugenden Gründe gewinnen.

Im Gegenteil unsre Beobachtungen an dieser Form haben uns die Überzeugung aufgedrängt, daß das ganze Organ ein Derivat des Urmesoderms ist, wie es auch RABL für *Planorbis* annimmt<sup>1</sup>.

Nachdem wir die Frage nach der Beziehung der vier Urnieren-

<sup>1</sup> R. S. BERGH (Excretionsorgane der Würmer, '85) leitet den Trichter-Schlingen- und Endabschnitt der Anneliden-Nephridien aus dem Mesoderm ab.

zellen zu den Keimblättern erörtert haben, gehen wir zur Darstellung der weiteren Differenzierung des ganzen Organs über.

Es wurde oben hervorgehoben, daß die Hauptzelle, d. i. die sog. Riesenzelle, sich sehr zeitlich durch ihre ungewöhnliche Größe, den kolossalen, bläschenförmigen, mit reichem Chromatinnetz und großem Nucleolus versehenen Kern kennzeichnet. Da sich in dieser Zelle, wie MEISENHEIMER richtig angibt, die excretorische Funktion hauptsächlich konzentriert, so ist es ganz natürlich, daß in ihr der Excretionskanal zunächst zur Ausbildung gelangt. Man bemerkt die erste Andeutung desselben — einen hellen Spaltraum nahe an der Verbindungsstelle mit der Excretionszelle — gleichsam eine intercelluläre Vacuole, welche sich bald in das Zellplasma um den Kern herum an der Außenseite der Riesenzelle bogenförmig fortsetzt.

Von seiner Bildungsstätte aus dringt der Kanal nach entgegengesetzten Richtungen vor: proximalwärts in die zweite Excretionszelle und distalwärts in die Ausführungszelle. Es ist nicht ausgeschlossen, daß derselbe in der ersten unabhängig von demjenigen der Riesenzelle entstehen mag, in der letzteren aber bildet er sich ganz bestimmt unter ihrem Einfluß aus. Man sieht ihn anfänglich nur von der Kontaktfläche eine kleine Strecke weit ins Cytoplasma hineinragen, dann immer weiter nach auswärts vorrücken, bis er fast das auswärtige Ende der Zelle erreicht hat. Als bald dehnt er sich gewaltig aus, so daß die ganze Zelle zu einer, eine riesige Vacuole enthaltenden Blase mit wandständigem Kerne sich umwandelt (Fig. 89b). An diesem Präparate bemerkt man zugleich, daß die riesig vergrößerte Ausführungszelle fast ganz in der Furchungshöhle liegt. Läge sie mitten unter den Ectodermzellen, so wären letztere sehr weit seitlich abgedrängt, was hier nicht der Fall ist.

Die Ansammlung von Flüssigkeit in der Ausführungszelle deutet darauf hin, daß die Excretion bereits im Flusse ist, bevor noch eine Ausmündungsöffnung gebildet wurde. Die letztere ist eben das Werk der Vacuole, durch welche das distale Ende der Zelle ausgedehnt und schließlich durchlöchert wird. Wir haben vor Jahren bei Spongilliden die Vacuolen als ein Mittel zur Bildung von Hautporen kennen gelernt, weshalb uns die soeben geschilderte Erscheinung bei *Physa* sofort klar wurde.

Der ausgebildete Excretionskanal hat eine charakteristische Gestalt, welche am besten aus Fig. 88, 99 zu ersehen ist. Seine Wände färben sich stark mit Fuchsin, desgleichen erhalten sie nach Behandlung mit Silbernitrat das Kolorit der Intercellularsubstanz.



Was schließlich die beiden Komponenten des inneren Armes, d. i. die zweite Excretzelle und die Wimperzelle, betrifft, so ist über die erstere nur so viel zu bemerken, daß sie sich auf späteren Stadien sehr stark in die Länge ausdehnt; die letztere höhlt sich in der Richtung des Armes nach Art einer Kragenzelle aus und erzeugt die langen Flagellen, welche in den Ausführungskanal der nächstliegenden Excretionszelle weit hineinreichen. Sie nimmt dabei eine seitlich komprimierte fächerförmige Gestalt an, bildet in ihrem Inneren einen mächtigen Flüssigkeitsraum aus, so daß ihr Plasma bloß auf eine napfartige Grenzschicht zwischen der Vacuole und den aus ihm ausstrahlenden Flagellen bildet. An dem vacuolenhaltigen Teile der Wimperzelle sitzen mehrere mesodermale Zellen kappenartig auf und verschmelzen mit der Wimperzelle so innig, daß man sie bei Herauspräparieren der Urniere nicht mehr trennen kann (Fig. 88). Es möchte somit scheinen, daß das proximale Armende der Urniere ein aus mehreren Excretzellen zusammengesetzter Excretionsapparat sei; dem ist aber entschieden nicht so, denn die mit der Wimperzelle eng verbundenen kleinen Zellen haben nur ihre Anheftung an die innere Leibeswand zu besorgen. Es gehören demnach zum Aufbau der fertigen Urniere nicht mehr als vier für alle Basommatophoren ganz typischen Zellen, wie sie zuerst von MEISENHEIMER klar aufgefaßt wurden.

Zu den oben hervorgehobenen morphologischen und physiologischen Eigenschaften dieser vier Hauptzellen möchte ich noch eine speziell für die Flimmerzelle charakteristische Eigenschaft hinzufügen, welche meines Wissens bisher noch nicht beobachtet wurde. Ich finde nämlich an ihrer äußeren Oberfläche auffallend lange und dabei sehr feine, geißelartige Fäden, welche in dem sie umgebenden freien Leibesraum zu flottieren scheinen. Sie setzen sich sogar auf den Wimperkanal fort. Als ich diese Geißeln an Sublimatpräparaten zum erstenmal beobachtete, glaubte ich sicher ein Kunstprodukt vor mir zu haben, etwa die Verschiebung der langen Flagellen der Wimperzelle durch das Messer. Da aber an mehreren Serien stets dasselbe Bild wiederkehrte, überzeugte ich mich, daß eine Täuschung ausgeschlossen ist und daß diese geißelartigen Fäden tatsächlich von der äußeren Wand der Wimperzelle ausgehen. Leider besitze ich augenblicklich weder ein entsprechend konserviertes, noch frisches Material, um mir die absolute Sicherheit über deren Natur zu verschaffen und das histologische Detail näher kennen zu lernen.

Die Existenz von Cilien bzw. Geißeln an der äußeren Wand der

Wimperzelle, die schon ohnehin einen mächtigen Schopf äußerst langer Flagellen<sup>1</sup> ausbildet, ist allenfalls eine sehr überraschende Erscheinung, welche eine nähere Beachtung verdient. In physiologischer Beziehung wäre die flimmernde Oberfläche der Wimperzelle leicht zu verstehen, es würde sich nämlich um eine Erneuerung der die Wimperzelle umspülenden Flüssigkeit handeln — und die ganze Vorrichtung dürfte den mehrzelligen Wimperapparat der Stylommatophoren ersetzen. Es mag noch hinzugefügt werden, daß einzelne Mesodermzellen feine Pseudopodien in die Umgebung der Wimperzelle ausschicken, welche wohl dieselbe physiologische Bedeutung haben könnten wie die Cilien, insofern sie einer pendelartigen Bewegung fähig wären.

Betreffs der sonstigen, an späteren Stadien besonders mit der Oberfläche der Riesenzelle mehr oder weniger innig verbundenen Zellen muß nachdrücklich hervorgehoben werden, daß sie nicht zu den funktionierenden Zellen der Urniere gehören, sondern daß es mesenchymatische Elemente sind, welche nur zu ihrer Befestigung, vielleicht auch zu ihrer Ernährung beitragen.

Die mesodermalen Elemente treten schon an sehr frühen Entwicklungsstadien mit den Nephroblasten in nähere Verbindung, sie umhüllen nämlich dieselben allseitig, jedoch verbleibt später nur ein Teil derselben mit dem ausgebildeten Organ dauernd verbunden.

Wir schließen die Darstellung der Entwicklung der Urniere mit einigen Bemerkungen über ihre Endsicksale ab. Die Funktionsperiode beginnt etwa am Stadium (Fig. 99), an dem bereits das Velum, der Fuß, die Radula, der Magendarm und die Schalendrüse ausgebildet ist und die Anlage des Enddarmes deutlich hervortritt. Mit dem Wachstum der Larve in der Längsachse geht auch das Wachstum der Urniere Hand in Hand, man bemerkt an den Übergangsstadien von der Larve zur fertigen Schnecke, daß der innere Arm eine enorme Länge erreicht hat, die Ausführungszelle gewinnt ebenfalls eine gestreckte, zylindrische Gestalt, während das Plasma der Riesenzelle immer mehr vacuolenhaltig erscheint, bis es ganz schwammig wird und das ganze Organ nach und nach dem Rückbildungsprozesse anheimfällt. Es wird immer blasser und undeutlicher, verschwindet aber nicht, sondern ist sogar in den letzten Degenerationsstadien bei der ausgebildeten Schnecke in seinen Hauptkonturen nachweisbar

<sup>1</sup> Diese Flagellen tingieren sich in HEIDENHAINscher Lösung schwarz, während die von der Oberfläche ausgehenden ungefärbt bleiben.

(Fig. 111). Nach FOL erhält sich die Urniere auch bei andern Pulmonaten noch lange nach der Anlage der bleibenden Niere, welcher Befund von RABL ganz richtig als ein Beweis dafür angesehen wird, daß zwischen den beiden Organen keine genetische Beziehung besteht.

Genau wie bei *Physa fontinalis* entwickelt sich die Urniere bei der zweiten *Physa*-Art, d. i. *hymnorum*; bei beiden Formen ist sie ein rein mesodermales Gebilde. Da das fertige Organ, wie eingangs hervorgehoben wurde, bei allen Basommatophoren denselben typischen Aufbau zeigt, so glauben wir schließen zu können, daß ein morphologisch so einheitliches Gebilde sich auch in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung als ein solches erweisen wird, d. i., daß es sich aus derselben mesodermalen Anlage entwickelt. Für diese Ansicht finden wir in der mehrmals zitierten Arbeit MEISENHEIMERS eine feste Stütze, denn, wenn auch dieser Autor sich für die ectodermale Abkunft der Urniere erklärt, so sprechen doch alle Figuren in seiner Arbeit, welche die späteren Entwicklungsstadien veranschaulichen, deutlich dafür, daß sie sich aus demselben Keimblatt und in derselben Weise wie bei *Physa* entwickelt.

In Erwägung des Umstandes, daß RABL die Urniere der Teller-schnecke in analoger Weise vom Mesoderm ableitet und HOLMES dessen Befunde der Hauptsache nach bei *Planorbis trivolvis* bestätigt, glauben wir für unsre obige Verallgemeinerung genügende Anhaltspunkte zu haben.

Wir hätten also, falls unsre Ableitung der Urniere für die ganze Basommatophorengruppe gültig ist, in der Pulmonatengruppe zwei embryologisch grundverschiedene Nierentypen zu unterscheiden, nämlich den mesodermalen Typus der Basommatophoren und den ectodermalen der Stylommatophoren. Der morphologische Gegensatz ist ebenfalls schwer auszugleichen, da, wie eingangs hervorgehoben wurde, die Urniere der letzteren Gruppe ein typisches Epithelrohr darstellt, während diejenige der ersteren aus einer einzelnen Reihe von durchbohrten Zellen zusammengesetzt ist. MEISENHEIMER ist indessen der Ansicht, daß die Kluft zwischen den beiden Bautypen sich doch überbrücken läßt. Für ihn besteht zwischen denselben insofern kein prinzipieller Unterschied, als die aus durchbohrten Zellen gebildete Urniere ebenfalls »als ein Epithelrohr aufgefaßt werden kann, dessen Zellen weit auseinander gerückt sind, so daß schließlich eine einzige Zelle rings das Lumen des Ganges umschließt, welcher somit stets intracellular bleibt«. Zur Stütze dieser Auffassung zieht MEISENHEIMER die Ausführungen SCHÄFFERS über

inter- und intracelluläre Tracheenbildung heran, sowie die öfters geäußerte Meinung, daß zwischen inter- und intracellulären Räumen kein prinzipieller Gegensatz zu bestehen braucht.

Man kann gegen diese Ausführungen an und für sich nichts einwenden. Im Gegenteil, wir können dieselben durch anderweitige, belangvolle Beispiele bestätigen. In verschiedenen Tierkreisen findet man Belege dafür, daß ein und dasselbe Organ — seien es Nephridien oder einfach Hautdrüsen — jene beiden Typen der histologischen Tektonik in sich vereinigt. So sind z. B. bei den Cestoden die größeren Stämme des Excretionsapparates mit einem wohl ausgebildeten Epithel versehen, während das Netzwerk von feineren Kanälen sich nur aus durchbohrten Zellen zusammensetzt. Dem gegenüber wird bei Turbellarien und Trematoden das gesamte Nierensystem intracellulär, bei den Nemertinen aber ist sowohl an den Hauptstämmen, wie an den Zweigen ein deutliches Epithel vorhanden. Es mögen hier ferner die vielzelligen Fußdrüsen vieler Malacostraken erwähnt werden, die in ihrer Struktur ebenfalls die beiden Bauprinzipien aufweisen. Dieses Zugeständnis wollen wir aber nicht zugunsten MEISENHEIMERS ausnützen, wenn es sich um einen Beweis der morphologischen Gleichwertigkeit der Niere von Basommatophoren und Stylommatophoren handelt.

Wir müssen uns vor allem die Frage aufwerfen, ob diese Gleichwertigkeit so zu verstehen sei, daß sich aus der primitiven, intracellulären Urniere jener die komplizierten, epithelialen Nephridien dieser entwickelt haben, oder daß sich die beiden Nierentypen unabhängig voneinander ausgebildet haben?

Diese Frage ist durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen ihrer Lösung keineswegs näher gebracht worden. Nachdem es sich nämlich herausgestellt hat, daß die beiden Typen sich aus verschiedenen Keimblättern aufbauen, ist die Wahrscheinlichkeit einer Einheitlichkeit der Nierenanlage in genetischer Beziehung noch geringer geworden. Denn obgleich es aus gewissen Angaben der Autoren, wie FOLS, WOLFSONS, ERLANGERS u. a. hervorzugehen scheint, daß die Urniere mehrerer Basommatophoren bald im ganzen Umfange, bald nur teilweise aus dem Ectoderm ihren Ursprung nimmt, so können wir diese älteren Befunde auf Grund unsrer eignen Erfahrung nicht für maßgebend halten und als Beweise jener genetischen Einheitlichkeit gelten lassen, wie dies MEISENHEIMER versuchte. Wir finden ferner auch in der Embryologie anderer Molluskengruppen, wie z. B. derjenigen von Proso- und Opisthobranchiern keine

festere Grundlage für die einheitliche Auffassung der beiden Nierentypen.

Im Gegenteil stoßen wir beim Vergleich ihrer Genese auf dieselben Gegensätze wie in der Pulmonatengruppe. So werden bei den Opisthobranchiern die sog. Nephrocysten, welche gewiß von einem Teile der Beobachter mit der Anlage der definitiven Niere verwechselt wurden, bald aus dem Ectoderm (HEYMONS, *Umbrella*), bald aus dem Mesoderm (TRINCHESE, *Doto*, *Ercolania* usw.), bald aus beiden zugleich (v. ERLANGER, '94) abgeleitet. Insofern die betreffenden Beobachtungen sich auf das sog. »Analorgan« beziehen, welches nach den umfassenden Untersuchungen MAZZARELLIS ('95) nichts anderes als die Anlage der bleibenden Niere ist, gehören sie nicht hierher. Es ist aber in einzelnen Fällen sehr schwer zu entscheiden ob sich die Angaben der Autoren auf ein larvales oder ein definitives Excretionsorgan beziehen, wie dies aus den Kontroversen zwischen v. ERLANGER und MAZZARELLI einerseits und HEYMONS anderseits hervorgeht.

Ganz dieselbe Verwirrung herrscht in bezug auf die Ableitung der Larvalnieren der Prosobranchier. So wird sie z. B. von CONKLIN bei *Crepidula* aus dem zweiten Quartett abgeleitet, während sie v. ERLANGER bei *Bythinia* teils aus dem Ectoderm, teils aus dem Mesoderm herleitet. Schließlich herrscht auch bezüglich der Ableitung der larvalen Nieren der Lamellibranchier keine einheitliche Auffassung. Denn während HATSCHKE ('80) bei *Teredo* und STAUFACHER ('97) bei *Cyclas* dieses Organ aus dem Ecto- und Mesoderm ableiten, leitet es MEISENHEIMER ('01) bei *Dreissensia polymorpha* ausschließlich aus dem Ectoderm ab.

Aus dieser kurzen Andeutung des heutigen Standes der Frage nach der Ableitung der Larvalnieren in einzelnen Molluskengruppen geht klar hervor, daß die Homologisierung der typischen Urnieren der Pulmonaten mit ähnlichen Gebilden der Proso- und Opisthobranchier<sup>1</sup> noch nicht bald wird streng durchgeführt werden können, was bereits von andern Autoren (MEISENHEIMER, CASTEEL, '04) hervorgehoben wurde. Bei der mangelhaften Kenntnis ihres Ursprunges, ihrer Funktion und ihrer Endschicksale, können selbstverständlich alle Versuche, die gegenseitigen Beziehungen aufzuklären, nur einen hypothetischen Wert haben.

<sup>1</sup> MAZZARELLI vermutet, daß die aus einer einzigen Zelle bestehende Urnieren der Opisthobranchier-Larven mit der Riesenzelle in den Urnieren der Basommatophoren verglichen werden kann. Refer. Zool. Centralbl. 1905. Nr. 67.

Wie schwankend noch derzeit die Basis für eine strenge Homologisierung ist, beweist unter anderm der Umstand, daß CASTEEL ('04) neulich die Vermutung ausspricht, daß die sog. Nephrocysten der Opisthobranchier, welche einen ganz andern Bau zeigen, als die Urnieren andrer Gruppen, als rudimentäre Gebilde aufzufassen seien, wofür die frühzeitige Funktionierung der Anlagen der definitiven Nieren spricht. Er folgert daraus weiter, daß sie gegenwärtig bloß die Verstärkung der Anlagen der definitiven Niere zu bilden haben und daß somit eine echte Larvalniere den Opisthobranchiern völlig mangelt.

Betreffend die Phylogenie darf nicht unerwähnt bleiben, daß MEISENHEIMER die Urnieren der Mollusken mit den Endzellen des Wassergefäßsystems der Plathelminthen vergleicht und in der ganz überraschenden Ähnlichkeit beider Gebilde ein neues Moment für die Ableitung der Mollusken von turbellarienähnlichen Vorfahren erblickt.

Solange wir indessen das Verhältnis der Molluskenurniere zur Kopfniere der Chätopodenlarven nicht kennen, solange wir nicht einmal wissen, ob zwischen dem Excretionsapparat der Anneliden und der Plathelminthen irgend welcher Zusammenhang besteht, halten wir derartige Spekulationen für unfruchtbar.

Bezüglich der sog. »Nuchalzellen«, welche wir nach den Befunden bei *Physa* als ein larvales Excretionsorgan ansprechen, verweisen wir auf das nachfolgende Kapitel.

#### c) Bemerkungen über die sogenannten »Nuchalzellen«.

Bei mehreren Süßwasser-Gastropoden (*Lymnaeus*, *Planorbis*, *Paludina*, *Bythinia*, *Ancylus*) wurde eine scharf umschriebene Zellengruppe in der Nackengegend der Larve beobachtet, über deren morphologische und physiologische Bedeutung man noch immer völlig im unklaren ist, trotzdem sie bereits im J. 1862 von LEREBoullet entdeckt und im Laufe der Zeit von mehreren Forschern (LANKESTER, WOLFSON, FOL, RABL, SARASIN, v. ERLANGER) näher untersucht wurde. Die Bezeichnung »Nuchalzellen« rührt von FOL ('83) her, der diese rätselhafte Zellengruppe bei drei Formen (*Planorbis*, *Ancylus*, *Lymnaeus*) genauer studierte und mit Rücksicht auf ihre Lage in der Nackengegend als »Cellules nucales« bezeichnete. Derselbe leitet sie zwar aus dem Ectoderm ab, scheint sie aber doch als mesodermale Elemente aufzufassen, denn in der Tafelerklärung werden sie einfach als »ein Haufen mesodermaler Zellen« angeführt. Über ihre Endschicksale fehlen überhaupt zuverlässige Angaben. Nach

FOL dürften die Nuchalzellen keinem speziellen Organe den Ursprung geben, sondern sich wahrscheinlich mit mesodermalen Elementen mischen und wie diese zu verschiedenen Zwecken verwendet werden. Im übrigen vermutet er in denselben ein rudimentäres Organ.

Bei *Paludina* sind es nach v. ERLANGER rundliche oder unregelmäßig polygonale mit einem oder mehreren Kernen und einem sehr deutlichen Nucleolus versehene Zellen, welche alle übrigen Zellen des Embryos an Größe übertreffen. In der Nähe ihrer Kerne kondensiert sich eine stark färbbare plasmatische Substanz. Sie sollen sich schließlich in der Leibeshöhle zwischen einzelnen Organen ausbreiten und schließlich denjenigen Bindegewebszellen entsprechen, welche BROCK als »Plasmazellen« beschrieben hat. Als ectodermale Elemente unterscheiden sie sich sodann ganz scharf von den gewöhnlichen mesodermalen Bindegewebszellen. Es wären also Mesenchymzellen, die aber sonderbarerweise vom Ectoderm, namentlich vom hinteren Rande des Velums, entspringen sollen.

Weil sie vom Velum aus und gerade zu einer Zeit entstehen, wo die Resorption desselben beginnt, glaubt sie v. ERLANGER mit dem letzteren in einen causalen Zusammenhang bringen zu sollen. Wie er sich aber diesen Zusammenhang vorstellt, ist wirklich schwer zu enträtseln.

Bei *Physa* kommen ebenfalls ganz ähnliche Nuchalzellen vor, wie bei den oben erwähnten Formen. Sie erscheinen bereits auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe der Larve, zu einer Zeit, wo die Radula erst kaum angedeutet und die Einstülpung der Schalendrüse noch ziemlich flach ist. Man bemerkt dazumal unmittelbar an den dorsalen Rändern der beiden Scheitelplatten größere Zellen in Längsreihen nach vorn und gegen die Medianebene ziehen. Von den angrenzenden Mesodermzellen unterscheiden sie sich schon jetzt sowohl durch ihre bedeutendere Größe, als auch durch ihre mächtig entwickelten, körnchenreichen Nuclei, sowie durch ihr dichtes, helles Plasma. Sie beginnen bald sich stark zu vermehren und erreichen am Stadium Fig. 120 die maximale Zahl und Größe. In Fig. 113 sehen wir sie in einem Halbkreise über dem Schlunde verteilt und von dem inneren Arm der einen Urniere bis zu demjenigen der andern ausgebreitet. Am Stadium, dem diese Figur entnommen wurde, ist aber diese Gruppe verhältnismäßig noch schwach ausgebildet, denn die Zahl und Größe der Nuchalzellen steht im geraden Verhältnisse zum Alter der Larve. An Stadien, wo die Torsion begonnen hat, scheinen dieselben die stärkste Entwicklung zu erreichen und von

den hinteren Rändern des Velums auszugehen, weshalb sie v. ERLANGER direkt aus dem letzteren ableitet. Indessen breiten sie sich noch weit unter den Scheitelplatten seitwärts und nach vorn aus. Sie verbleiben in der Nackengegend bis zur Ausbildung der Schnecke und fallen dem Beobachter schon an den unmittelbar vorhergehenden Stadien, an denen sie bereits in dichten Reihen auftreten, sofort auf, Fig. 106, während sie bei ganz jungen Larven leicht übersehen werden können. Diesem Umstande ist zuzuschreiben, daß man nach ihrem Ursprung erst an solchen Stadien geforscht hat, wo sie bereits stark entwickelt und sogar zum Teil in Rückbildung begriffen sind.

Bei *Physa* sind mir zwar ihre Mutterzellen unbekannt geblieben, aber es unterliegt keinem Zweifel, daß sie dem sekundären Mesoderm entstammen, aus dessen Derivaten sie sich sehr zeitlich zu differenzieren beginnen. Ihre Anlage ist paarig, erst bei der späteren Entwicklung treffen die beiderseitigen Gruppen in der Medianlinie zusammen, um eine einzige Zellplatte zu bilden, Fig. 119, 120. Eine genetische Beziehung der Nuchalzellen zum Velum und zum Ectoderm der Scheitelplatten ist absolut ausgeschlossen.

Wie schon FOL für andre Formen richtig voraussetzt, bilden sie auch bei *Physa* keine Organanlage. Über ihre Funktion während des Larvenlebens lassen sich aber leider nur Vermutungen aufstellen. Ihre Lage in der Nackengegend in unmittelbarer Nachbarschaft der inneren Nierenarme, wo eine große Quantität der Leibesflüssigkeit angesammelt ist, führt auf den Gedanken hin, daß sie vielleicht, neben den Urnieren, mit der Excretion betraut sind. Dafür würde sonst der Umstand sprechen, daß man in denselben oft große Vacuolen und glänzende Körnchen findet und daß ihre stärkste Vermehrung in einer Phase stattfindet, wo die Urnieren zu atrophieren beginnen.

Was ihre Endschiedsalle betrifft, kann ich mich den Vermutungen v. ERLANGERS und FOLS nicht anschließen, nach welchen die Nuchalzellen sich schließlich zerstreuen und die Rolle von Mesodermelementen übernehmen. Für eine solche Annahme fehlen bei *Physa* jedwede Anhaltspunkte. Denn es wurden diese Zellgruppen an ihrer ursprünglichen Stätte, in der Nackengegend, bis zum Ausschlüpfen der Schnecke beobachtet. Einige wenige rücken etwas tiefer oder gelangen in den Hohlraum zwischen den beiden Mantelblättern. Je älter aber die Larve ist, desto auffallender wird die Metamorphose, welche die Nuchalzellen binnen einer verhältnismäßig kurzen Zeit erleiden. Sie erreichen nämlich infolge der Ausbildung von Vacuolen eine wahrhaft riesige Größe, wobei ihr Plasma zu einem weiten streifigen



Mantel ausgedehnt und der Kern ganz an die Oberfläche weggedrängt wird. Einige sehen schließlich stark aufgebläht aus, andre geschrumpft oder zum Teil aufgelöst, von andern sind nur noch die Kerne mit einem Überrest von Plasma erhalten. Wir haben hier offenbar das Bild eines Rückbildungsprozesses vor uns, dessen Anfangsstadien uns Fig. 117*b* und die Endstadien Fig. 117*a* veranschaulicht. Man bemerkt, daß in der letzteren drei Zellen zusammengeballt und von mehreren ganz kleinen Bindegewebszellen umgeben sind; je weiter die Degeneration fortschreitet desto zahlreicher sieht man diese kleinen Zellen um die Trümmer der Nuchalzellen geschart. Es hat den Anschein als wenn hier eine Phagocytose im Spiele wäre.

Nach den bisherigen eignen Beobachtungen kann ich nicht entscheiden ob diese metamorphotischen Elemente sich noch erholen oder aber ganz zugrunde gehen. Die letztere Alternative erscheint jedoch wahrscheinlicher, weil man diese charakteristische Gruppe von Zellen bei ausgeschlüpften Schnecken nicht mehr nachweisen kann.

Sehr bezeichnend für das ultimäre Verhalten der Nuchalzellen ist der Umstand, daß ihre Metamorphose mit der Rückbildung der Urnieren gleichen Schritt hält. Man kann aber aus dem Zusammenreffen dieser Erscheinungen keinen Schluß über die wechselseitigen Beziehungen der beiden larvalen Organe ableiten.

Nach den Befunden bei *Physa* unterliegt es wohl keinem Zweifel, daß die Nuchalzellen keine Organanlagen, sondern vorübergehende Bildungen sind, entweder larvale Organe oder Rudimente irgend welcher definitiver Organe. Für die Entscheidung dieser Alternative fehlen uns zurzeit spezielle Beobachtungen, insbesondere aber über ihre Funktion. Sind es Exkretionsorgane oder aber Zellen, welche gewisse Reservestoffe in sich aufspeichern, um sie in einer bestimmten Phase an andre Zellen oder an Organe abzugeben? Wir haben zwar oben auf die Lage der Nuchalzellen in unmittelbarer Nachbarschaft der Wimperzellen der beiden Urnieren hingewiesen, ferner auf die Ausbildung von Vacuolen und glänzenden Körnchen, alle diese Befunde sind aber kaum ausreichend, um ihre excretorische Funktion nachzuweisen. Desgleichen läßt sich ohne Analyse des Inhaltes ihrer Vacuolen über ihre nutritive Tätigkeit eine, nur einigermaßen begründete Vermutung aussprechen.

Mit den Urnieren stehen die Nuchalzellen in keiner genetischen Beziehung; sie entstehen nach unsrer Beobachtung aus dem sekundären Mesoderm, während die ersteren aus dem primären ihren Ursprung nehmen.

Unsres Wissens sind die Nuchalzellen bei den Landpulmonaten gar nicht beobachtet worden, bei den Süßwasser-Gasteropoden verteilen sie sich auf zwei Gruppen: auf die Pulmonaten (*Lymnaeus*, *Planorbis*, *Physa*) und auf die Prosobranchier (*Paludina*, *Bythinia*). Wenn wir uns bei den marinen Prosobranchiern nach ähnlichen Gebilden umsehen, so können wir wohl nur in den äußeren Nieren der letzteren analoge Organe erblicken, welche fast dieselbe Lage haben.

Mit Rücksicht auf ihren mesodermalen Ursprung bei *Physa* und auf ihre Lage innerhalb der Leibeshöhle, könnte man vielleicht die Nuchalzellen eher mit den sog. »Nephrocysten« (*Trichense*) der Opisthobranchier in Parallele bringen. Leider aber sind diese Organe auch noch zu wenig bekannt, um sich aus dem Vergleich mit denselben irgend welches Urteil über die Natur unsrer Nuchalzellen ausbilden zu können.

Wo wir also bei den Gasteropoden den Vergleich versuchen, stoßen wir überall auf den Mangel sicherer Beobachtungen über die Herkunft, Funktion und Endschicksale der als larvale Excretionsorgane angesprochenen Gebilde. Er kann uns also zur Lösung unsrer Frage wenig verhelfen.

Die Nuchalzellen wurden bisher bald bei den Sinnesorganen (v. ERLANGER), bald beim Mesoderm (FOL) behandelt. Sie gehören weder in das eine noch in das andre Kapitel, deshalb haben wir sie in einem besonderen Abschnitte behandelt. Allenfalls sind es (wenigstens bei *Physa*) nur vorübergehende Bildungen, deren Rolle im Larvenleben nicht ganz unwichtig zu sein scheint, wofür ihr frühzeitiges Erscheinen, ihre starke Entwicklung und ihre schließliche Metamorphose spricht, deren Bedeutung uns freilich bisher verborgen geblieben ist.

Es stellt sich aus dem Obigen heraus, daß die Nuchalzellen in jeder Beziehung eine viel größere Aufmerksamkeit verdienen, als man ihnen bisher gewidmet hat, trotzdem FOL ('80) versichert, schon seit langer Zeit ihren Ursprung und ihre Rolle aufgeklärt zu haben. Er betrachtet sie nämlich als Rudimente eines Organs, welches ehemals eine wichtige Rolle gespielt haben mochte. In welche Kategorie von Organen diese Rudimente gehören könnten, darüber gibt er uns leider keinen Aufschluß, und, wie eingangs hervorgehoben wurde, hat keiner der bisherigen Beobachter über ihre Endschicksale direkte Beobachtungen angestellt.

## 19. Definitive Organe.

### a) Das Nervensystem.

Alle Beobachter, die sich mit der Entwicklung des Nervensystems und der Sinnesorgane bei den Mollusken speziell befaßt haben, wie z. B. T. SCHMIDT ('91), A. P. HENCHMAN ('90), v. ERLANGER ('91) u. a., sowie diejenigen, die über dieselbe nur gelegentliche Beobachtungen gemacht haben, sind darüber einig, daß das centrale Nervensystem der Mollusken seinen Ursprung dem Ectoderm verdankt. Es wird im allgemeinen angenommen, daß die Cerebralganglien aus den beiden Scheitelpplatten, sei es durch Verdickung und Wucherung oder durch Einstülpung des Epithels entstehen. In ähnlicher Weise sollen sich die Anlagen der Pedal- und Visceralganglien als Wucherungen des Epithels des Fußes frühzeitig loslösen.

Die ältere Angabe BOBRETZKYS ('76) über den Ursprung des Nervensystems von *Fusus* aus dem Mesoderm wurde bereits von RABL ('79) entschieden zurückgewiesen und v. ERLANGER ('91) suchte dieselbe durch direkte Beobachtungen zu widerlegen. Trotzdem die Ableitung BOBRETZKYS den neuesten Untersuchungen gegenüber ganz verkehrt erscheint und trotzdem sie nicht auf unumstößlichen Beweisen beruht, dürfte sie doch vielleicht nicht ganz unberechtigt sein, denn wir finden weder in den Ausführungen RABLS noch in den Beobachtungen v. ERLANGERS ganz überzeugende Gründe für ihre absolute Unrichtigkeit. Namentlich geht aus Fig. 10, Taf XXXII v. ERLANGERS nicht zweifellos hervor, daß es ectodermale Zellen sind, die sich senkrecht zur Oberfläche des Epithels teilen und dessen Wucherung beweisen sollen.

An meinen Präparaten bemerke ich oft sehr zahlreiche Mitosen im Epithel der Scheitelpplatten, schließe aber aus der Richtung der Teilspindeln, daß es sich bei dieser Teilung nur um Vergrößerung der Oberfläche der Scheitelpplatten, nicht aber um eine Verdickung derselben handelt. Ich sehe überhaupt an Stadien, wo die letztere nach Angabe der Autoren vorkommen soll, daß die Zellen der Scheitelpplatte zwar höher sind, daß aber ihre Dicke durch dicht angelagertes sekundäres Mesoderm verursacht wird.

Die Feststellung dieser Tatsache sowohl an Totalpräparaten als auch an Schnitten erweckt gewisse Zweifel gegen die Genauigkeit derjenigen Beobachtungen, nach denen das centrale Nervensystem ausschließlich aus dem Ectoderm seinen Ursprung nehmen soll; denn sie stützen sich zum großen Teile nur auf die Fest-

stellung der Verdickung der Scheitelplatten, ohne für die Art und Weise, wie dieselbe zustande kommt, positive Beweise zu erbringen.

Nach unsern Beobachtungen könnten wir die Beteiligung des Mesoderms an der Bildung der Ganglien nicht absolut ausschließen, halten somit die Frage nach ihrer Herkunft noch immer für offen. Für diese Beteiligung erklärt sich außer BOBRETZKY und BÜTSCHLI ('77, *Paludina*) auch FOL ('80). Letzterer hält die Diskussion über Ursprung des Centralnervensystems für überflüssig, sobald es sich herausstellt, daß ectodermale Zellen in die Furchungshöhle auswandern. Sie wäre auch bei solchen Formen als gegenstandlos zu betrachten, bei denen sich ein Ectomesoblast ausbildet, weil dessen Vorkommen schon an und für sich gegen den prinzipiellen Gegensatz zwischen dem Ecto- und Mesoblast spricht.

Wir hegen die Überzeugung, daß es sich bei genauer Untersuchung herausstellen wird, daß diese älteren Angaben wenigstens teilweise berechtigt sind. In derselben bekräftigt uns eine neuere Angabe der A. HENCHMAN, nach der die Ganglienzellen bei *Limax maximus* an frühen Entwicklungsstadien von Mesodermzellen kaum zu unterscheiden sind, was uns auch bei *Physa* oft aufgefallen ist.

Was die Scheitelplatten selbst betrifft, aus deren Material die Cerebralganglien, die Mundtentakel und Augen sich ausschließlich entwickeln sollen, so unterliegt es keinem Zweifel, daß sie sich wesentlich aus dem Vorderarme und den Seitenarmen des Kreuzes aufbauen und daß außer den Intermedialzellen sonst keine andern Elemente an ihrer Bildung teilnehmen. Die Einstülpung der Scheitelplatten, genau über den großen Velarzellen, haben wir auch bemerkt und ihren Zusammenhang mit großen Mesodermzellen festgestellt, es konnte aber nicht ermittelt werden, in welcher Beziehung sie zu den Cerebralganglien stehen.

Über die Entwicklung der Sinnesorgane hätte ich zu den Beobachtungen meiner Vorgänger nichts Wesentliches beizufügen. Die Augen- und Otolithenblase erscheinen bei *Physa* fast gleichzeitig. Die Einstülpung der ersteren konnte an Schnitten (Fig. 114) ganz sicher in ihren einzelnen Phasen verfolgt werden. Nachdem sie sich zu einem Bläschen umgebildet hat, bemerkt man in dem reduzierten Lumen derselben eine stark färbbare Substanz, die kein Eiweiß zu sein schien. Über die Einstülpung der Otolithenblase konnte ich ebensowenig wie meine Vorgänger eine Sicherheit erlangen. Nach A. HENCHMAN und MEISENHEIMER entsteht sie bei *Limax* durch Einwucherung, wengleich der letztere die Stelle, von

der aus das Epithel einwuchert, nicht anzugeben vermag. Die Tentakel und Mundlappen entstehen ganz bestimmt aus den Scheitelplatten als einfache Auswüchse derselben.

### b) Darmkanal.

Die Entwicklung des Darmkanals bei den Gasteropoden wurde bereits von so vielen und zum Teil tüchtigen Forschern eingehend untersucht, daß eine erneuerte Behandlung dieses Themas bei einer einzelnen Form nur durch besondere Umstände veranlaßt werden kann. Für mich bildeten die nächste Veranlassung die Befunde MEISENHEIMERS ('98, '03) bei *Limax* und *Dreissensia*, nach denen der ganze Darm vom After bis zur Einmündung in den Magen aus einer Einstülpung des Ectoderms entsteht. Eine weitere Veranlassung hat die Feststellung der Tatsache geboten, daß trotzdem die Entwicklung des ganzen Darmkanals von *Physa* in auffallend übereinstimmender Weise mit *Planorbis* (RABL) vor sich zu gehen schien, dennoch an keinem meiner Präparate eine derartige Ausstülpung der hinteren Mitteldarmwand nachgewiesen werden konnte, wie sie RABLS Figuren 24A—26A zeigen. Es war also im vorhinein zu erwarten, daß diesbezüglich die Verhältnisse bei *Physa* anders liegen müssen. Mein Hauptaugenmerk richtete sich also in erster Linie auf die Genese des Enddarmes. Da aber bei der Verfolgung derselben selbstverständlich auch andre Vorgänge sowohl am Darmkanal selbst, als auch am ganzen Keime mit berücksichtigt werden mußten, so wurden meine Untersuchungen auf den ganzen Darmkanal ausgedehnt.

Indem wir nun zur Darstellung unsrer Beobachtungen schreiten, wollen wir uns zunächst über die erste Anlage der Hauptbestandteile des Darmtractus an dem in Fig. 92a abgebildeten Stadium im allgemeinen orientieren. Dasselbe ist bereits mit wohl entwickelter Kopfblase (*Kb*), stark vortretenden Scheitelplatten (*Sp*), einem noch schwach entwickelten Velum (*V*), einer kaum angedeuteten Schalendrüse (*sd*), einem deutlich vorgewölbten Fußhöcker (*p*) und mit einem bis auf eine feine Öffnung reduzierten Blastoporus versehen. Die inneren Organisationsverhältnisse eines solchen Stadiums veranschaulicht am besten ein medianer Längsschnitt (Fig. 92b).

Das Entoderm bildet bereits einen mächtigen Sack, welcher fast die ganze Furchungshöhle ausfüllt und dessen rundliches Lumen durch einen feinen, kurzen Kanal mit der Außenwelt kommuniziert. Die Wandungen dieses Sackes bestehen aus den wohl bekannten Eiweißzellen. Die Reste des Dotters sind nur noch in

ihren peripheren Teilen enthalten, von denen plasmatische Fortsätze gegen das Ectoderm ausgezogen sind, die längsten derselben sind zwischen den flachen Zellen der Kopfblase und der oberen Wand des Entodermsackes ausgespannt, die kürzesten an derjenigen Stelle, wo die beiden Urmesodermzellen samt ihren Mikromeren liegen (vgl. Fig. 81). Dasselbst ist auch die hintere Partie der Archenteronwandungen anders beschaffen, nämlich aus gewöhnlichen Cylinderzellen zusammengesetzt, in denen wohl kleine Tropfen Eiweiß aber nie größere Vacuolen vorkommen.

Wir bezeichnen diese Partie mit RABL als »Darmplatte oder kleinzellige Darmwand« und heben gleich hervor, daß sie für die spätere Differenzierung des Darmkanals von hoher Wichtigkeit ist. Sie hat an unserm Stadium einen noch sehr geringen Umfang, im Längsschnitt ist sie etwa zwei bis fünf Zellen breit.

Nach RABL entsteht die Darmplatte aus den Abkömmlingen der Makromeren, welche ihre ursprüngliche, körnige Beschaffenheit bewahren; nach unsern Beobachtungen ist dies nicht ganz richtig, denn ein Teil dieser Abkömmlinge verbindet sich mit dem hinteren Kreuzarme *D*, so daß nur einige derselben in die Zusammensetzung der Platte eingehen, welche somit, wie weiter unten gezeigt werden soll, einen Zuwachs seitens des vierten Quartetts erhält.

Zwischen der Darmplatte und dem Ectoderm liegen median die beiden hinteren Makromeren des Mesoderms und über denselben gegen die Basis der Kopfblase zu ein aus ungleich großen Zellen gebildeter Strang, welcher gleichsam die Fortsetzung der Platte gegen das Ectoderm zu bilden scheint (*ed*). Es ist dies die erste Anlage des Enddarmes. Bei *Planorbis* liegt genau an derselben Stelle eine von RABL<sup>1</sup> als »solider Strang oder Darmplatte« bezeichnete Zellgruppe (Fig. 5), nur sind hier die Makromeren des Mesoderms über statt unter derselben eingezeichnet.

Wenn wir jetzt dem Blastoporus und Schlund unsre Aufmerksamkeit zuwenden, so bemerken wir, daß der erstere an diesem Stadium zu einer feinen Öffnung reduziert, der letztere kurz und aus kleinen Zellen zusammengesetzt ist, welche sich von den Eiweißzellen scharf abheben. Aus dieser allgemeinsten Orientierung in den Organisationsverhältnissen des soeben besprochenen Stadiums folgt, daß dessen Darmkanal bereits seine drei typischen Bestandteile mehr

---

<sup>1</sup> Vgl.: Über den »pedicle of invagination« und das Ende der Furchung von *Planorbis*. Wien 1880.

oder minder deutlich erkennen läßt. Am weitesten ist die Differenzierung des Mitteldarmes vorgeschritten, der bereits in voller Funktion begriffen ist und dessen Höhlung mit Eiweiß vollgefüllt ist. Der Vorderdarm wird erst durch ein kurzes Rohr repräsentiert, an dessen Eingang bereits eine Flimmerung zu bemerken ist. Der Hinterdarm ist aber nur durch eine kleine Zellgruppe (*ed*) angedeutet, deren Bestimmung jetzt noch gar nicht klar ist, da sie sich erst viel später zu einem deutlichen Rohre differenziert.

Wir wollen nun die Darstellung der weiteren Differenzierung mit dem Vorderdarme und zwar zunächst mit dem Stomodäum beginnen. Letzteres entsteht genau an der Stelle des Blastoporus, der sich nie gänzlich schließt und in derjenigen Phase, wo die Ausbildung des bleibenden Mundes beginnt, unmittelbar hinter dem Velum liegt, von welchem es nur durch eine einzige Reihe kleiner, von  $2b^{221}$  herstammender Zellen<sup>1</sup> abgegrenzt wird. An diese schließen sich seitwärts die Zellen des dritten Quartetts an. Die vordere Wandung des Blastoporus bilden die Zellen  $2b^{221}$ ,  $2b^{222}$ , die einzigen unter den sogenannten Stomatoblasten, welche ihre ursprüngliche Lage unverändert bewahrt haben. Da sie auch fernerhin bis zur Ausbildung der Larve in derselben verbleiben und dabei nicht nur eine charakteristische histologische Beschaffenheit gewinnen, sondern auch Flimmern ausbilden, so dienen sie als vorzügliche Anhaltspunkte beim Studium der weiteren Differenzierung des Stomodäums und des Oesophagus. Die seitlich an dieselben anstoßenden Zellen gehören dem dritten Quartett an, es läßt sich aber ihre Descendenz nicht mehr genau feststellen. Nach hinten wird der Blastoporus von schmalen, wahrscheinlich ebenfalls dem dritten Quartett angehörenden Zellen begrenzt. Zu beiden Seiten desselben erheben sich hügelartige, ectodermale Wülste, die zum größten Teil aus den Descendenten von  $2a^{2211}$ ,  $2a^{2212}$  und  $2c^{2211}$ ,  $2c^{2212}$  und ihren nächsten Nachbarn im zweiten Quartett bestehen. Sie werden vorn und hinten von kleinen, dem dritten Quartett entstammenden Zellen streifenartig umsäumt und in der Medianebene durch eine tiefe, ebenfalls aus schmalen Zellen des dritten Quartetts gebildete Furche voneinander getrennt (Fig. 75). Indem sie an den allernächsten Stadien rasch an Größe zunehmen, fließen sie schließlich in einen einzigen Ectodermwulst zusammen, welcher von dem Fußhöcker

<sup>1</sup> Unter den Descendenten dieser Zellen spielt bei *Thalassema* (TORREY)  $2b^{2212}$  eine sehr wichtige Rolle als Oesophagoblast, bei *Physa* gehen sie gar nicht in die Bildung des Vorderdarmes ein.

durch eine Furche deutlich abgegrenzt erscheint und den gemeinschaftlichen Ausgangspunkt für die Bildung des Stomodäums, des Oesophagus und der Radulatasche bildet.

Bevor wir die Differenzierung dieser drei Bestandteile des Vorderdarmes näher ins Auge fassen, wollen wir vorerst einen Blick auf den primären Schlund werfen. Bei der Darstellung des Gastrulationsprozesses wurde über die Endschicksale aller derjenigen kleinen Zellen, welche die Entodermplatte umsäumen, speziell berichtet und hervorgehoben, daß eine bedeutende Anzahl derselben mit ihr eingestülpt und schließlich bei der Zusammenschnürung der Blastoporuslippen nach vorn und in die Tiefe verschoben wird. Man überzeugt sich nun an Schnitten durch entsprechende Stadien, daß diese Zellen mitsamt den nachrückenden Descendenten der vorderen Quadranten des dritten Quartetts (*a* und *b*) hauptsächlich den primären Schlund konstituieren. Die meisten derselben lassen noch jetzt ihre Herkunft an ihren chromatinreichen Kernen erkennen, es ist aber unmöglich ihre Descendenz im einzelnen zu verfolgen. Dies wäre auch ganz zwecklos, nachdem es sich herausgestellt hat, daß ihre Endschicksale dieselben sind. Wir haben nämlich nach genauen Beobachtungen an einer ganzen Reihe von Schnittserien die feste Überzeugung gewonnen, daß keine von den Zellen, welche die Entodermplatte während ihrer Einstülpung umrahmen, an der Bildung des primären Entodermsackes wesentlich beteiligt ist. Denn es läßt sich einerseits zwischen denselben und den charakteristischen großen Eiweißzellen stets eine ganz scharfe Grenze ziehen (Fig. 91), anderseits wurde niemals ihre direkte Umwandlung in die letzteren beobachtet.

An bedeutend späteren Stadien, wann sich die kleinzellige Darmplatte ventralwärts bis zur Einmündungsstelle des Oesophagus ausge dehnt hat, gehen ihre Elemente ohne deutliche Grenze in diejenigen des Oesophagus über, wie dies aus dem Schnitte Fig. 95 *a*, *b* leicht zu ersehen ist.

Es ist also leicht erklärlich, wenn Autoren, welche nur diese älteren Stadien berücksichtigen, keine deutliche Grenze zwischen dem ectodermalen Oesophagus und dem entodermalen Mitteldarm sehen<sup>1</sup>. Sie läßt sich tatsächlich, namentlich an der Ventralseite,

<sup>1</sup> RABL ('79) läßt es unentschieden, ob das Epithel des Oesophagus dem Ectoderm oder aber dem Entoderm entstamme. Nach MEISENHEIMER ist bei *Limax* die dorsale Wand des Oesophagus rein ectodermal, die ventrale nur zum Teil ectodermal und an den Seiten gehen die beiden Keimblätter ineinander über.



histologisch kaum scharf ziehen, dürfte aber doch in physiologischer Hinsicht bestehen.

Wir haben auf die Erforschung der Endschicksale der kleinen Derivate des zweiten und dritten Quartetts deshalb ein großes Gewicht legen zu müssen geglaubt, weil jene nach der allgemein gültigen Auffassung über ihre Beziehung zu den Keimblättern entscheiden.

Aus unsern Beobachtungen hat sich nun ergeben, daß sie in der Bildung des Oesophagus aufgehen, welchen wir als eine rein ectodermale Bildung betrachten; aus diesem Grunde wären sie somit als ectodermale Elemente aufzufassen. Da es sich aber aus den Angaben andrer Autoren ergibt, daß ein Teil des Oesophagus entodermale Elemente enthalten dürfte, so könnte man dieselben Elemente bei andern Formen auch als entodermale ansehen. Man könnte sie sogar bei *Physa* als solche betrachten, weil sie sich schließlich an der Einmündungsstelle des Oesophagus in den Entodermsack ansammeln und weil von dieser Stelle aus später eine Proliferation von Zellen stattfindet, die zur Vergrößerung des Mitteldarmes beitragen, welcher als eine rein entodermale Bildung gilt. Es stellt sich also heraus, daß die Endschicksale einzelner Blastomeren über ihre Beziehung zu den Keimblättern keinen sicheren Aufschluß zu geben vermögen, so lange über den Ursprung der einzelnen Organe widersprechende Ansichten herrschen.

Nach diesem Exkurs kehren wir zu den Ectodermwülsten zurück, welche den Blastoporus von hinten und von den Seiten umgeben und von denen, wie bereits erwähnt, die Differenzierung des Oesophagus, des Stomodäums und der Radulatasche ausgeht. Man bemerkt unter denselben schon sehr frühzeitig eine starke Lage von Mesodermzellen, welche sich auch auf den primären Schlund bis zur Einmündungsstelle desselben in den Eiweißsack erstreckt. Diese Zellen gehören ausschließlich dem sekundären Mesoderm an, welches die ganze Muskulatur des Vorderdarmes liefert. Der ganze Vorgang der Differenzierung des letzteren wird gewöhnlich auf eine einfache Einstülpung des Ectoderms zurückgeführt. Nach unsern Beobachtungen an *Physa* läßt sich weder der Ringwall des Stomodäums noch die Anlage der Radulatasche und die Bildung des Oesophagus durch einfache Einstülpungsvorgänge erklären. Es sind vielmehr ganz geregelte, lokale Wucherungsprozesse in der Umgebung des Blastoporus, welche zur Ausbildung des Stomodäums und des Oesophagus führen. Man findet nämlich bereits an Stadien mit be-

ginnender Bildung des Mundtrichters in seinem ganzen Umkreis sehr zahlreiche Mitosen, deren Teilungsspindeln jeder Zeit die Richtung zeigen, in der die Wucherung des Ectoderms stattfindet.

Am raschesten wächst der Mundwall, sodann die ventrale und die seitlichen Wände des Schlundes, während die dorsale ganz stationär zu bleiben scheint. Hier erkennt man am Eingange die uns wohlbekannten Zellen  $2b^{2221}$ ,  $2b^{2222}$ , welche ihre ursprüngliche Lage nur insofern verändern, als sich zwischen dieselben und das Velum neue Reihen von Ectodermzellen einschieben, durch welche sie immer tiefer herabgedrängt werden. Es konnte nicht sicher ermittelt werden ob jene charakteristischen Zellen sich an späteren Stadien teilen, soviel ist aber sicher, daß mit denselben die dorsale Reihe der Flimmerzellen<sup>1</sup> beginnt, welche später durch die ganze dorsale Seite des Oesophagus zieht und deren Tätigkeit in der Einführung von Eiweiß in den Mitteldarm besteht. Das Stomodäum ist anfangs dreieckig, dann rundlich, an späteren Stadien quer oval.

Was die Radulatasche betrifft, so wird ihre erste Anlage von einzelnen Beobachtern verschieden dargestellt. Nach RABL wird sie bei *Planorbis* durch einen von der unteren Wand des Vorderdarmes ausgehenden »kurzen, hohlen blind endigenden Fortsatz dargestellt, der sich nach unten und hinten richtet«. Bei *Limax* (MEISENHEIMER) besteht »die erste Andeutung der Radulatasche in einer beträchtlichen Verdickung der hinteren Wand des Stomodäums, welche sich bald zu einer Einstülpung verdickt, die unter Verengung ihres Lumens bedeutend nach innen wächst«.

Auch SCHNABEL faßt die Radula (in einer speziellen Arbeit<sup>2</sup> über dieselbe) als eine »anfangs weite Ausstülpung des ectodermalen Vorderdarmes« auf; bei den Pulmonaten sollen sich dann die Ränder von der Mündung allmählich aneinanderlegen, so daß das Lumen vollständig schwindet.

Aus diesen nur beispielsweise angeführten Angaben über den Ursprung der Radula geht hervor, daß sie allgemein als eine Ausstülpung der hinteren Wand des Stomodäums, bzw. des Vorderdarmes aufgefaßt wird. Mit dieser Darstellungsweise stimmen nun die Beobachtungen an *Physa* nicht ganz überein, bei welcher die erste Anlage der Radulatasche ganz unabhängig vom Stomodäum gebildet

<sup>1</sup> Diese Reihe von Flimmerzellen entspricht dem ösophagealen Wimperwulste der Stylomatophoren.

<sup>2</sup> Über die Embryonalentw. der Radula bei den Mollusken. II. Die Entw. der Radula bei den Gasteropoden. Diese Zeitschrift. LXXVIII. Bd. 1903.

wird. Es erscheinen nämlich in dem oben beschriebenen Epithelwulst hinter der Mundöffnung zwei kreisförmige, scharf umschriebene, bilateral liegende Zellmassen, in denen sich mehrere mitotische Zellen befinden, die durch einen median verlaufenden, ebenfalls fast aus lauter mitotischen Zellen bestehenden Zellstreifen voneinander getrennt sind (Fig. 98*b*). Die ganze Anlage wird von einem besonderen Epithelwall umgeben, welcher mit demjenigen des Stomodäums eine Achterfigur bildet (Fig. 98*b*). Von den beiden kreisförmigen Zellmassen aus wird die Einstülpung bilateral eingeleitet und, wie wir glauben, übernehmen dabei die unter denselben liegenden Mesodermzellen die leitende Rolle. Indem die beiderseitige Einstülpung fortschreitet, entstehen zwei nach außen divergierende Blindsäcke, welche durch eine mediane Leiste voneinander getrennt werden. Gleichzeitig mit dem Wachstum dieser Säcke vertieft sich die ganze Anlage, die Leiste wird in dem Maße, als sich der die ganze Anlage umgebende Wall höher erhebt, niedriger und es entsteht hinter dem Stomodäum eine zweite napfförmige Vertiefung, in deren Grunde zwei rundliche Öffnungen sich befinden. Diese Verhältnisse sind am besten aus Fig. 98*a* zu ersehen. Die Vereinigung dieser beiden, hintereinander liegenden saugnapffählichen Vertiefungen in eine einzige erfolgt erst an späteren Stadien, nachdem die Anlage der Radulatasche bedeutend nach unten und hinten ausgewachsen ist. Wie aus der Vergleichung einer kontinuierlichen Reihe von naheliegenden Stadien entnommen werden konnte, erfolgt die völlige Einstülpung der Radulaanlage in die Mundbucht erst an einem Stadium, an dem bereits die Larve stark im Längsdurchmesser gewachsen ist, wobei sich das ursprüngliche Stomodäum ganz bedeutend erweitert. Die Ausmündung der Radulatasche, die inzwischen sehr breit und flach geworden ist, kommt erst jetzt in die untere Wand des Stomodäums zu liegen. Demnach wäre der definitive Mund eine verhältnismäßig späte Bildung.

Die weitere Differenzierung der Radulaanlage wurde nicht speziell verfolgt, weil dieses Organ bereits von mehreren Autoren entwicklungsgeschichtlich untersucht und neulich von SCHNABEL (l. c.) vergleichend behandelt wurde.

Die Anlage der Speicheldrüsen fällt bei *Physa* in eine sehr späte Periode nach Ausbildung der Schneckengestalt, und wurde deshalb nicht verfolgt.

Nachdem wir nun die Differenzierung des ectodermalen Vorderdarmes kennen gelernt haben, wenden wir uns zum Mitteldarme, der nach unsrer Auffassung rein entodermal ist. Die Differenzierung der

Entodermzellen in die Eiweißzellen beginnt, wie bereits oben erwähnt wurde, unmittelbar nach ihrer Einstülpung; es wurde auch daselbst hervorgehoben, daß der Entodermsack mittels langer, plasmatischer Fortsätze mit dem Ectoderm verbunden ist (Fig. 81) und daß dessen hintere Wand aus kleineren Zellen besteht, welche die sog. Darmplatte bilden. Die weitere Umbildung des primären Entodermsackes beruht in einer sehr raschen Größenzunahme der Eiweißzellen und insbesondere in dem Wachstum der kleinzelligen hinteren Wand.

Der histologische Unterschied zwischen den Komponenten der Wandungen dieses Teiles des Darmkanals tritt erst auf späteren Stadien deutlicher hervor, wir wollen ihn aber weiter unten im Zusammenhange mit der Differenzierung des Enddarmes näher betrachten, zu deren Darstellung wir jetzt übergehen.

Die Anlage des Enddarmes läßt sich erst an solchen Stadien ganz deutlich als solche erkennen, bei denen bereits der Mitteldarm bedeutende Dimensionen erreicht hat und die Schalendrüse ziemlich tief eingestülpt ist. In Fig. 95a, 96, welche zwei sagittale Schnitte von einem solchen Stadium wiedergeben, bemerkt man einen aus dicht gedrängten größeren und kleineren chromatinreichen Zellen zusammengesetzten soliden Strang *ed*, welcher von der unteren Wand des Mitteldarmes ausgeht und schräg nach hinten und unten, dicht an der Schalendrüse gegen das Ectoderm zieht und sich mit demselben in der Medianlinie verbindet. Sowohl an Schnitten als auch an Totalpräparaten überzeugt man sich, daß das distale Ende dieses Stranges mit zwei großen, stark vacuolisierten Zellen verlötet ist (Fig. 93a, *an*), welche sich durch alle nachfolgenden Stadien bis zur vollkommen ausgebildeten Schneckengestalt an derselben Stelle nachweisen lassen. An Sublimatpräparaten färbt sich ihr Plasma und insbesondere der Inhalt ihrer Vacuolen mit Fuchsin ebenso rot, wie das Eiweiß in den Eiweißzellen. Sie unterscheiden sich also schon in tinktioneller Beziehung von angrenzenden Epithelzellen ganz deutlich, aber außerdem auch durch ihre bedeutende Größe. Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese zwei Zellen den bei mehreren andern Gasteropoden beobachteten »Analzellen« homolog sind, weshalb wir für dieselben diese Bezeichnung anwenden. Sie lassen sich schon sehr frühzeitig, bevor noch der Darmstrang deutlich hervortritt, an dessen distalen Ende erkennen<sup>1</sup> (Fig. 101 *cd*).

<sup>1</sup> RABL macht bei *Planorbis* keine Erwähnung von derartigen Zellen, desgleichen MEISENHEIMER bei *Limax*. FOL hat sie auch bei keiner Form beobachtet. Dafür beschreibt CASTEEL bei *Fiona* zwei Zellen von demselben Habitus (Fig. 87) und vergleicht sie mit den Analzellen andrer Mollusken.

Betrachtet man die oben beschriebene Darmanlage an einem unversehrten Keim gleichen Alters von der Bauchseite, so bemerkt man, daß ihr distales, mit dem Ectoderm fest verlötetes Ende genau in der Medianlinie liegt und rechts und links von demselben sieht man die beiden Mesodermplatten (Fig. 101), welche aus der Teilung von  $M_1 M_2$  hervorgegangen sind. Unmittelbar mit dem Darmende verbinden sich mehrere Mesodermzellen, die insgesamt dem sekundären Mesoderm anzugehören scheinen<sup>1</sup>.

Das proximale Ende der Darmanlage steckt zapfenartig tief zwischen den blasigen Eiweißzellen und wird von denselben ganz verdeckt, so daß es nur in ganz tadellosen Präparaten und in schiefer Lage von der Bauchseite aus gesehen werden kann. Diejenige Stelle des Mitteldarmes, an die sich der Enddarm ansetzt, besteht aus niedrigen Entodermzellen, welche denjenigen sehr ähnlich sind, aus denen der letztere zusammengesetzt ist.

An Stadien, denen unsre Figuren 93—97 entnommen sind, läßt sich weder an Schnitten noch an Totalpräparaten die Beziehung des Enddarmes zum Mitteldarme ermitteln. Um also seine Genese richtig erfassen zu können, müssen wir auf ein Übergangsstadium von der Gastrula zur sog. Trochophora zurückgehen. Uns interessiert an einem solchen Stadium vor allem diejenige Gegend, welche von den beiden Urmesodermzellen und den von ihnen erzeugten Mikromeren eingenommen ist. Dieselbe ist zwar unmittelbar nach Ausbildung der Kopfblase etwas abgeflacht, aber von der Schalendrüse ist noch gar keine Spur vorhanden. Die beiden Urmesodermzellen, welche noch kurz vorher in der Medianlinie dicht nebeneinander lagen, sind jetzt weit seitwärts auseinander gewichen. Eine derselben befindet sich gerade in Mitose (Fig. 84); es wird nämlich jetzt eine Teilung eingeleitet, welche zur Erzeugung der beiden hinteren Mesodermstreifen führt.

Von den beiden medianen Mikromeren, welche seit ihrem Entstehen bis zu dieser Phase sich ganz passiv verhalten haben, findet man an dem einen oder dem andern Präparate bald nur eine, bald beide in Teilung begriffen (Fig. 84, 87). Die Achse ihrer Teilspindeln ist mit der Medianebene parallel, ihre Teilprodukte kommen zwischen die Kuppe des Entoderms und das Ectoderm zu liegen. Aus den zitierten Figuren, welche uns diese Lage am besten veranschaulichen,

---

<sup>1</sup> Bei *Planorbis* (Rabl) soll sich ein Afterhöcker ausbilden, bei *Physa* ist das Ectoderm an Stelle des künftigen Anus gar nicht erhoben.

ist zugleich zu ersehen, daß eine von den Tochterzellen sich zwischen die Entodermzellen gleichsam einzuzwängen strebt. Zu diesen Descendenten von  $m_1 m_1$  gesellen sich sogleich die nächstliegenden Mikromeren des Mesoderms und bilden zusammen eine Zellgruppe, welche sich zwischen der hinteren Entodermwand und dem Ectoderm ausspannt (Fig. 91, 92). Verfolgt man nun die weiteren Schicksale dieser Gruppe an einer ununterbrochenen Reihe von Stadien bis zu demjenigen, an welchem die Anlage des Darmes bereits ganz deutlich hervortritt (Fig. 96), so überzeugt man sich, daß sie sich direkt in die letztere umbildet. Sie ist an dem nächstjüngeren Stadium bereits aus etwa 12—15 Zellen zusammengesetzt (Fig. 92c) und mit dem schmälern Ende zwischen die Entodermzellen eingelassen, während das breitere sich an das Ectoderm ansetzt (Fig. 92c, 94c). Man erkennt zwischen den Komponenten dieser Gruppe ganz deutlich die seitlichen Mikromeren an ihren chromatinreichen Kernen und ihrer geringen Größe; sie liegen mehr nach auswärts von den Descendenten des ersten Mikromerenpaares, welche den Hauptbestandteil der Gruppe bilden. Die Grenzen ihrer einzelnen Komponenten sind ganz verwischt, da sie noch sehr leicht verschiebbar zu sein scheinen (Fig. 92c).

Diejenige Stelle des Entoderms, mit der das schmalere Ende der erwähnten Gruppe zusammenhängt, besteht aus niedrigen Zellen, welche die uns bereits bekannte kleinzellige »Darmplatte« bilden (Fig. 96).

Die nächste Differenzierung findet in derjenigen Phase statt, wo das Schalendrüsensfeld einzusinken beginnt. Die einzelnen Elemente der Gruppe ordnen sich jetzt in Längsreihen und bilden einen soliden Zellstrang, welcher bereits dieselbe Beschaffenheit zeigt, wie der oben beschriebene (Fig. 96).

An gelungenen Präparaten unterscheiden sich die ihn zusammensetzenden Elemente nach Hämatoxylinfärbung ganz deutlich von den gelblichen Entodermzellen durch ihren graublauen Ton und das dunkel gefärbte Chromatin ihrer Kerne. Das distale Ende der Darmanlage verbindet sich an diesem Stadium mit den hinteren Mesodermstreifen, welche nach rechts und links in zwei Reihen gegen das vordere Ende des Embryos hinauslaufen (Fig. 94 b—d).

Nachdem wir nun die Genese dieses Stranges, welcher sich später zum ganzen Darm differenziert, kennen gelernt haben, dürften wohl über seine Herkunft von den Descendenten des primären Mesoderms, insbesondere vom ersten Mikromerenpaare  $m_1 m_1$ , keine Zweifel

obwalten. Die letzteren repräsentieren dieselben Elemente, welche bei andern Gasteropoden seit CONKLIN als »Enteroblasten« bezeichnet zu werden pflegen. Es gesellen sich aber bei *Physa* zu denselben noch einige von den nächstliegenden Schwesterzellen, deren Zahl sich nicht genau bestimmen läßt, welche also ebenfalls als Enteroblasten anzusprechen wären. Bei der weiteren Differenzierung dieser Anlage handelt es sich nunmehr um Wachstumsvorgänge und um Ausbildung eines Lumens, welche aber erst bedeutend später erfolgt.

Einen ähnlichen Strang beschreibt RABL bei *Planorbis*, faßt ihn aber als eine direkte Ausstülpung der hinteren Archenteronwand auf und seine Fig. 23 A—26 A scheinen sehr deutlich dafür zu sprechen, weil in allen das Lumen des Mitteldarmes durch einen weiten Kanal direkt in den ausgestülpten Strang übergeht. Bei *Physa* sind, wie bereits eingangs hervorgehoben wurde, derartige Bilder an Stadien gleichen Alters durchaus nicht zu finden, so daß wir hier eine reguläre Ausstülpung der hinteren Archenteronwand a priori unbedingt ausgeschlossen haben, im Gegenteil ist der Strang von seinem ersten Erscheinen an, in seiner ganzen Ausdehnung solid und steht sogar nach Ausbildung des Lumens mit der Höhlung des Mitteldarmes in keiner Verbindung. Wollte man ihn aber trotzdem von der Archenteronwand direkt ableiten, so müßte man ihn eher als einen soliden Auswuchs derselben betrachten, wofür einige Bilder bei älteren Larven zu sprechen scheinen, bei denen man an der unteren Mitteldarmwand rechts einen kurzen, blindsackartigen Auswuchs findet, der direkt in die Enddarmanlage überzugehen scheint. Dieses Bild ist aber sehr verführerisch und hat wahrscheinlich RABL dazu verleitet, den Enddarm in seiner ersten Anlage als eine einfache Ausstülpung des Entodermsackes aufzufassen. Diese blinde Aussackung des Mitteldarmes hat jedoch mit der Bildung des Enddarmes nichts zu tun, da sie erst später entsteht, nachdem der Strang bereits deutlich ausgebildet ist. Er könnte somit nur von einer lokalen Wucherung des Entoderms seinen Ursprung nehmen, welche sich aber an keinem meiner Präparate unzweifelhaft feststellen ließ. Es wurden zwar an der Verlötungsstelle des Enddarmes mit der Wand des Mitteldarmes öfters Mitosen gesehen, man konnte jedoch bei näherer Prüfung sowohl der Lage der Teilspindeln als auch der Teilprodukte feststellen, daß die Teilung im Entoderm bloß die Vergrößerung des Umfanges der hinteren Mitteldarmwandung zum Zwecke hat. Übrigens treten diese Teilungen erst dann in größerer Anzahl auf, wenn die strangförmige Anlage des Darmes bereits merklich groß geworden ist.

Es mag zum Schluß noch die Möglichkeit der Ableitung des Enddarmes bei *Physa* vom Ectoderm in Erwägung gezogen werden, da auch für eine solche einige unsrer Präparate zu sprechen schienen. Man bemerkt nämlich bei ganz jungen Larven an der späteren Verbindungsstelle des Enddarmes mit dem Ectoderm eine leichte Einstülpung (Fig. 92c), von welcher einzelne Ectodermzellen ins Innere des Keimes vordringen. Das Bild macht den Eindruck, als wenn es sich um eine leichte Einstülpung, verbunden mit der Einwucherung des Ectoderms, handeln würde. Es ist aber weder das eine noch das andre der Fall. Die einzeln in die Furchungshöhle vordringenden Zellen verbinden sich nämlich nur zeitweise mit dem Entoderm, dagegen bleiben bloß die »Analzellen« mit der Anlage des Darmes dauernd verbunden.

Eine Einstülpung mit nachheriger Abtrennung des Ectoderm-sackes, wie sie nach MEISENHEIMER bei *Limax* und *Dreissensia* stattfindet, kommt bei *Physa* bestimmt nicht vor.

Aus den obigen Erörterungen ist zu ersehen, daß wir beim Studium der Genese des Enddarmes alle Möglichkeiten der Ableitung desselben erwogen haben. Es blieb aber nur eine, durch direkte Beobachtung begründete, d. i. die Ableitung von den Mikromeren des Mesoderms, übrig. Unentschieden dürfte nur der Umstand bleiben, ob zu der mesodermalen Anlage nicht etwa einzelne Elemente durch Auswanderung aus dem Entodermsacke hinzukommen. Die Entscheidung dieser Frage ist fast unmöglich, denn die Anlage des Enddarmes verbindet sich so innig mit der Entodermwand, daß es kaum möglich wäre, die Auswanderung einzelner Zellen aus der letzteren in die Anlage des Enddarmes durch direkte Beobachtung festzustellen. An Stadien mit maximal ausgebildeter Schalendrüse findet man den Enddarm mit der sog. kleinzelligen Partie des Mitteldarmes bereits so innig verlötet, daß eine Grenze zwischen beiden sich absolut nicht ziehen läßt.

Die drei Hauptbestandteile des Darmkanals, deren erste Sonderung wir im Vorhergehenden bereits kennen gelernt haben, erfahren nun bei ihrer Weiterentwicklung mehr oder minder tiefgreifende Umwandlungen, bis sie ihre definitive Ausgestaltung erhalten.

Verhältnismäßig sind die Umwandlungen am Vorderdarme sehr unbedeutend, denn derselbe zeigt nach Ausbildung der Anlage der Radulatasche und ihrer Einstülpung in die Mundhöhle nur geringe Abweichung von derjenigen Form, die er schon an jungen Larvenstadien gewonnen hat und die uns die Figuren 107a—c in drei ver-



schiedenen Ansichten veranschaulichen. Daß sie auch an bedeutend fortgeschrittenen Larvenstadien im Grunde dieselbe bleibt, ist aus der Fig. 110 ersichtlich. Es ändert sich nur der Querdurchmesser und die Dicke der Wandungen der Mundhöhle, so daß sie sich an ganz späten Stadien zu einem weiten, dickwandigen Trichter umgestaltet.

Der Oesophagus behält ziemlich lange seine kurz gedrungene Gestalt, erst bei ausschlüpfenden Tieren wächst er in einen langen Schlauch aus (Fig. 111). Seine Beziehung zum Mitteldarm läßt sich nur im Zusammenhange mit der Entwicklung des letzteren verstehen, weshalb wir diesbezüglich auf den nächstfolgenden Abschnitt verweisen müssen.

In histologischer Beziehung bemerkt man erhebliche Differenzen zwischen den Zellen, welche die Wandungen des Oesophagus zusammensetzen. Im allgemeinen sind dieselben im dorsalen Teile höher und dunkler, als im ventralen, wo sie niedriger und teilweise vacuolisiert sind. Im ersteren trägt eine mittlere Reihe lange Flimmern, die besonders am Eingange auffallend stark sind, kürzere Flimmerhaare sind auch an andern Zellen im ganzen Umkreis zu bemerken, aber erst an späteren Stadien.

Die auffallendste Umgestaltung erleidet der primäre Mitteldarm, aus dem sich im Laufe der Entwicklung der Magen, die Leber und ein Teil des Darmes herausdifferenzieren, die also rein entodermal sind. Die Ausbildung dieser Organe erfolgt nicht nur in steter Abhängigkeit voneinander, sondern wird auch einerseits von dem immer tiefer eindringenden Oesophagus, anderseits von der in entgegengesetzter Richtung auswachsenden Schalendrüse wesentlich modifiziert.

Die ersten Stufen der Ausbildung des Mitteldarmes haben wir bereits kennen gelernt, sie können an den Figuren 91, 92a, b in Erinnerung gebracht werden; man bemerkt, daß die Wandungen des Entodermsackes am Stadium Fig. 92 hauptsächlich aus den charakteristischen Eiweißzellen zusammengesetzt sind, mit Ausnahme der hinteren Partie, welche aus zylindrischem oder kubischem Epithel besteht und die oben erwähnte kleinzellige Darmplatte bildet, mit der die Anlage des Enddarmes innig zusammenhängt. Wir können uns über ihren Umfang und ihr Verhältnis zum ganzen Entodermsacke aus den Figuren 92c, 93c, 94b, wo man sie von der Fläche und aus Fig. 96, wo man sie im Sagittalschnitt sieht, leicht orientieren. Man kann sie als den eigentlichen Bildungsherd für sämtliche aus dem Entodermsacke hervorgehenden Organe ansehen, denn sein übriger, aus den Eiweißzellen bestehender Teil verhält sich fast passiv,

indem die letzteren sich zwar mächtig auszudehnen vermögen, aber nach übereinstimmenden Beobachtungen aller Autoren von einer bestimmten Phase an nicht mehr teilungsfähig sind.

Man bemerkt an der Darmplatte die ersten Wachstumsvorgänge von dem Augenblicke an, als die Anlage des Enddarmes mit ihr zu verschmelzen beginnt. Eine fast rapide Vergrößerung ihrer Dimensionen wird aber erst von dem Zeitpunkte an bemerkbar, wo das Schalendrüsensfeld sich einzustülpen beginnt. Diese Vergrößerung ist aber keineswegs das ausschließliche Resultat der Teilung der wenigen Zellen, aus denen die Darmplatte ursprünglich bestand, sondern es werden auch, nach unsrer Beobachtung, die nächstliegenden Eiweißzellen und die kleineren, dorsalen Komponenten des Entoderms einbezogen, die unter dem Einflusse des einsinkenden Ectoderms ihre Vacuolen einbüßen und sich schließlich teilen, möglich, daß sie vorher ihre Nährstoffe an die Anlage der Schalendrüse abgeben, in der gleichzeitig ebenfalls sehr lebhaft Teilungen stattfinden. Ohne Feststellung dieses Verhaltens der Eiweißzellen könnte man nicht verstehen, auf welche Art die kleinzellige Partie so rasch an Umfang zunimmt, denn man bemerkt in ihr nur seltene Mitosen.

Die ersten Wachstumsvorgänge in dieser Partie sind bereits von RABL bei *Planorbis* beobachtet worden. Derselbe unterscheidet an ihr an einem Stadium, das etwa unserm in Fig. 99 dargestellten entsprechen dürfte, einen dorsalen, ventralen und hinteren Abschnitt. In diesen drei Richtungen erfolgt auch bei *Physa* ihr Wachstum; wir bemerken an einem viel jüngeren Stadium Fig. 95a, b die dorsale und ventrale Ausdehnung in sagittalen Längsschnitten und überzeugen uns deutlich, daß der ventrale Teil offenbar rascher wächst, sobald er bereits die Einmündung des Oesophagus erreicht hat, während zwischen der letzteren und dem dorsalen Streifen noch eine Lücke besteht, die von Eiweißzellen ausgefüllt ist. An entsprechend geführten Querschnitten überzeugt man sich, daß der ventrale Streifen zugleich breiter ist.

Infolge der gleichzeitig rasch fortschreitenden Einstülpung des Schalendrüsensfeldes ändert sich bald die ursprünglich ovale Gestalt des Eiweißsackes, indem er einerseits immer tiefer in der Richtung der Längsachse eingedrückt, anderseits zugleich auch im Meridian eingeschnürt wird. Daraus resultiert die Teilung der Darmhöhle in eine rechte und linke Hälfte, welche, wie der Querschnitt Fig. 93 (a) eines jungen Stadiums zeigt, schon frühzeitig deutlich ausgeprägt erscheint und zwar sogar an der Einmündungsstelle des Oesophagus, zu der die kleinzellige Partie noch nicht vorgedrungen ist.

Wir entnehmen sowohl aus der zitierten Figur, wie aus Fig. 97, daß dabei der ganze Entodermsack eine leichte Drehung um seine Längsachse, nach links in der Figur und in der Wirklichkeit nach rechts, erfahren hat.

Die Ursache dieser Drehung liegt in den Wachstumsbedingungen des Keimes, die allem Anscheine nach bereits in der Eizelle gegeben sind. Sie wird unmittelbar durch die asymmetrische Entwicklung der beiden Körperhälften veranlaßt, auf welche wir bereits bei der Gastrulation hingewiesen haben. Als weitere Folge dieser Wachstumsbedingungen ist ferner die stärkere Entwicklung der rechten Seite der Darmplatte anzusehen, welche bereits am ganz jungen Trochophorastadium sich bemerkbar macht. Man überzeugt sich davon am besten an einem parallel zur Darmplatte geführten Schnitte Fig. 93b, an dem rechts ein Streifen kleiner Zellen zu sehen ist, während ein solcher links weder an diesem noch an den nächsten Schnitten vorkommt.

Als ein weiterer Beweis der ungleichmäßigen Entwicklung der Mitteldarmwandungen ist ferner die Tatsache zu betrachten, daß der rechte Rand des dorsalen und ventralen Abschnittes der kleinzelligen Platte zuerst verschmilzt, während der linke zu gleicher Zeit durch eine breite Brücke von Eiweißzellen voneinander abgetrennt wird.

Diese ungleichmäßige Entwicklung hat RABL in derselben Weise bei *Planorbis* beobachtet und an Querschnitten auf Tafel XXXVI und XXXVII erläutert, weshalb wir es nicht für nötig halten, unsre diesbezüglichen Abbildungen beizufügen.

Es mag aber ergänzend hervorgehoben werden, daß eben an der rechten Seite, nach erfolgter Verschmelzung der Ränder, eine lokale Zellwucherung, genau oberhalb der Kuppe der Schalendrüse stattfindet, welche schließlich zur Ausbildung einer leichten Ausbuchtung der rechtsseitigen Wandung (Fig. 100), sodann zur Ausbildung eines ziemlich tiefen Divertikels (Fig. 103) führt, der nachher ventralwärts auswächst. Da nun mit diesem Divertikel der Darmstrang seitlich innig zusammenhängt, so ist es leicht verständlich, daß RABL, durch dieses Bild getäuscht, den Enddarm aus einer unmittelbaren Ausstülpung der hinteren Mitteldarmwand hervorgehen läßt. Wir haben aber oben gesehen, daß bei *Physa* der solide Strang, welcher die erste Anlage des Darmes bildet, bereits an einem solchen Stadium ganz deutlich ausgebildet ist, an dem die Darmplatte noch einen ganz geringen Umfang hat (Fig. 93b und 97). Dies ist, wie weiter

unten gezeigt werden soll, höchst wahrscheinlich auch bei *Planorbis* der Fall.

Das Lumen des Divertikels ist, wie Fig. 103 zeigt, ziemlich weit, es verengt sich etwas nach links gegen die Ansatzfläche des Enddarmes, geht aber in denselben nicht über, weil sein Lumen sich erst später und zwar zuerst am distalen Ende ausbildet. Die Kommunikation zwischen dem Mittel- und Enddarm läßt sich auch dann nicht feststellen, wenn sich das Lumen des letzteren auf seine ganze Länge erstreckt.

Während der Ausbildung des rechten Divertikels wächst auch der dorsale und ventrale Streifen in die Breite und Länge, der ganze Mitteldarm gestaltet sich zu einem geräumigen Sack, über dessen wechselnde Konfigurationen uns die Figuren 107a, b, c, 108 und 109 den besten Aufschluß geben. Man ersieht zugleich aus denselben, daß der kleinzellige Teil der Mitteldarmwandungen sich sehr rasch auf Kosten der Eiweißzellen ausgebreitet hat, welche nur noch die Seitenteile der Darmhöhle unmittelbar begrenzen. Die letztere hat inzwischen einen sehr bedeutenden Umfang gewonnen und man findet sie in der Regel ganz mit Eiweiß erfüllt, welches nach Fixierung der Larve einen ganz getreuen Abguß aller Teile der Mitteldarmhöhlungen liefert. An diesem Modell gewinnt man wohl am besten die Überzeugung, daß der erwähnte Divertikel blind geschlossen ist und daß der Enddarm nur seitlich mit demselben verwächst, ferner daß der Mitteldarm im Laufe der weiteren Entwicklung noch auffallendere Drehungen erfahren hat, als dies anfangs, bei der Teilung seiner Höhlung in eine rechte und linke Hälfte, der Fall war.

Wir wollen gleich hervorheben, daß die beiden bloß von Eiweißzellen begrenzten Höhlungen die Anlage der Leber bilden, während der rechtsseitige kleinzellige Divertikel diejenige des Magens repräsentiert. Mit diesem Divertikel steht das Lumen des Oesophagus in direkter Verbindung, dessen rechtsseitige Wandung ebenfalls direkt in die Magenanlage übergeht.

Die weitere Umbildung der paarigen Anlage der Leber konnte nur bis zur Ausbildung der Schnecke verfolgt werden, wo die Ausmündungsstelle wie bei andern Gasteropoden, noch immer doppelt ist (Fig. 111).

Über die ultimäre Umwandlung der Eiweißzellen in Leberzellen herrscht noch eine große Meinungsverschiedenheit. Sie erfolgt erst nach dem Ausschlüpfen der Schnecke und wurde nicht speziell verfolgt. Wir konnten aber doch an Schnitten durch ein reifes Stadium die Überzeugung gewinnen, daß die Eiweißzellen doch nach gewissen Umbildungen in die Zusammensetzung der fertigen Leber

eingehen. Aber man bemerkt an ihren Basen recht kleine Zellen, die allem Anschein nach nicht aus der Teilung ihrer eignen Kerne hervorgegangen sind, sondern von der kleinzelligen Partie der Mitteldarmwand herrühren, die schon an mittleren Stadien sich unter die Eiweißzellen schiebt und wahrscheinlich auch die Leberkanäle austapeziert.

Was nun die weiteren Umbildungen des Darmkanals betrifft, so bestehen sie hauptsächlich in dem Wachstum der erwähnten Anlagen und ihrer Lageänderung, welche durch die Torsion der Larve und Ausbildung der Atemhöhle verursacht wird.

Über die Differenzierung des Enddarmes ist nicht viel zu sagen. Er verbindet sich schon frühzeitig, wahrscheinlich durch Vermittlung des sekundären Mesoderms mit breiter Basis mit dem ventralen Teile des Mitteldarmes und wächst unabhängig vom letzteren zu einem langen Rohre aus, welches von seiner ursprünglichen medianen Lage zunächst nach rechts rückt, wobei es sich nach vorn bogig krümmt und sein blindes Ende nach links wendet.

Am Stadium, wo die Schalendrüse sich ganz abgeflacht hat, entsteht an der Basis des Enddarmes eine kleine birnförmige Anschwellung, die wir als Anlage des Dünndarmes betrachten. Der Enddarm hat inzwischen bedeutend an Lage zugenommen und beschreibt jetzt einen Bogen: von rechts kommend wendet er sich nach vorn und links und verläuft längs des aufgewulsteten Randes der Schalendrüse. Diese Richtung wird auch später beibehalten und wir sehen in Figur 120, daß der Enddarm von der Rückenseite und rechts sich nach links wendet, parallel mit den Körperwänden verläuft, um in der Atemhöhle auszumünden.

Die Schlingenbildung erfolgt erst nach dem Ausschlüpfen der Larve und wurde nicht näher beobachtet. In histologischer Beziehung gehen am Enddarm seit seiner ersten Anlage nur sehr unbedeutende Veränderungen vor. Er besteht anfänglich aus Cylinderzellen, die sich an späteren Stadien sehr stark vermehren und ein Wachsen des Darmes in der Längsachse bewirken. Ein Lumen bildet sich, wie bereits erwähnt, erst ziemlich spät, und zwar zunächst am distalen Ende aus. Bis zur Ausbildung der Schnecke kommt der After nicht zum Durchbruch, sondern es bleibt das Lumen des Enddarmes durch die stark vacuolisierten Analzellen nach außen abgeschlossen.

---

Nachdem wir nun die Entwicklung des Darmtractus kennen gelernt haben, möchten wir noch unsre Beobachtungen über die Ableitung des Enddarmes mit einigen fremden Angaben vergleichen.

Was zunächst *Planorbis* (RABL) betrifft, bei dem der Enddarm direkt aus einer Ausstülpung der hinteren Archenteronwand hervorgehen soll, haben wir bereits oben betont, daß seine erste Anlage auffallend mit derjenigen bei *Physa* übereinstimmt. Man muß aber zum Vergleich nicht die Figuren der Hauptarbeit RABLS, sondern diejenigen seiner oben (S. 666) zitierten Abhandlung: »Über den pedicle« usw. zum Vergleich heranziehen, namentlich die Figuren 9 und 10. In denselben wird ein solider Strang (*i*) abgebildet, der aus körnchenreichen Zellen besteht und von der Archenteronwand ausgeht, um sich an die Ectodermwand anzuheften. Der Verfasser betont nachdrücklich, daß dieser Strang nicht etwa durch Einstülpung des Ectoderms entsteht, sondern eigentlich die Fortsetzung der hinteren Archenteronwand bildet. Von dieser soll später ein kurzes Divertikel in den soliden Strang eindringen, ohne daß es die Haut erreicht und es soll dasselbe nach RABL die eigentliche Anlage des Enddarmes bilden. Wir erfahren freilich nicht, auf welche Weise das Divertikel in den soliden Strang eindringt und welche Rolle der letztere bei der Bildung des Enddarmes spielt. Nichtsdestoweniger gibt uns RABL über die Genese des soliden Stranges selbst einen näheren Aufschluß. Es scheint aber keinem Zweifel zu unterliegen, daß der letztere noch vor der Bildung des Divertikels entsteht und in ähnlicher Weise von den Mikromeren des Mesoderms gebildet wird wie bei *Physa*. Für diese Ansicht spricht einerseits der Umstand, daß die Entwicklung des ganzen Darmkanals bei beiden Formen auffallend ähnlich verläuft, anderseits die Differenzierung des Enddarmes bei *Planorbis*, welche, wie wir insbesondere aus den Figuren 4—7 Taf. XXXVI und Fig. 14 Taf. XXXVII entnehmen, ganz genau mit derjenigen bei *Physa* übereinzustimmen scheint.

Was ferner den »pedicle of invagination« bei *Limnaeus* betrifft, welchen RAY LANKESTER als eine Ectodermeinstülpung betrachtet, und RABL mit dem soliden Strang oder Platte bei *Planorbis* homologisiert, so dürfte derselbe der Anlage des Enddarmes bei *Physa* entsprechen<sup>1</sup>.

Ähnliche Bilder wie bei *Physa* und *Planorbis* finden wir an früheren Entwicklungsstadien des Darmkanals bei *Umbrella* (HEYMONS). Man bemerkt nämlich in Fig. 29 und 30 (bei HEYMONS) genau in der Medianlinie und am Hinterende der Schalendrüse vier bis sechs kleine Mesodermzellen zwischen den auseinandergewichenen Makromeren des Mesoderms, welche nach CONKLIN den Enteroblasten

<sup>1</sup> Nach Vergleichung entsprechender Stadien von *Limnaeus* finde ich diese Annahme sehr wahrscheinlich.

bei *Crepidula* entsprechen. In dieser Zellengruppe sind nach HEYMONS die zuerst entstandenen Mikromeren (*mm*) enthalten, sie setzt sich ebenso an das Ectoderm und zwar an zwei Analzellen an, wie bei *Physa*. Es sollen sich aber ihre Komponenten später auflösen, um das Mesenchym des Enddarmes zu bilden, während er selbst von den Derivaten von *C'* und *D'* den Ursprung nehmen soll. Die erstere Angabe stützt sich aber mehr auf Vermutung als auf direkte Beobachtung, kann somit keinen Gegenbeweis gegen unsre Annahme bieten, daß die besagte Zellgruppe die Anlage des Enddarmes vorstellt.

Wenn die Beteiligung des primären Mesoderms an der Bildung des Enddarmes bei den soeben besprochenen Formen nur als höchst wahrscheinlich angenommen werden darf, ist sie bei mehreren andern Formen als sicher nachgewiesen zu betrachten. Zu diesen gehören unter den Mollusken: *Crepidula* (CONKLIN), *Aplysia* (CARAZZI), *Fiona* (CASTEEL), *Physa fontinalis* et *hypnorum* (WIERZEJSKI); unter den Würmern: *Nereis* (WILSON), *Podarke* (TREADWELL), *Thalassema* (TORREY). Bei *Crepidula* beteiligen sich vier Derivate des Mesoderms, »die Enteroblasten« CONKLINs, an der Bildung der Archenteronwand selbst, aus welcher sich später durch eine röhrenförmige Ausstülpung der Enddarm differenziert. CONKLIN ist aber geneigt, anzunehmen, daß aus den vier zwischen den Teloblasten des Mesoderms liegenden Zellen nicht bloß das Mesoderm des Enddarmes, sondern teilweise auch dessen distales Ende hervorgeht.

Eine auffallende Übereinstimmung mit *Physa* zeigt die Anlage des Enddarmes bei der systematisch weit entfernten Form *Fiona marina* (CASTEEL), wie dies aus der Vergleichung unsrer Fig. 96 mit CASTEEL's Fig. 87 sofort zu ersehen ist. Auch die Genese des Stranges ist bei beiden fast ganz identisch, denn er wird bei *Fiona* aus den Zellen  $E^1E^2$  und  $e^1e^2$  gebildet, welche unsern  $m_1m_1$  und  $m_2m_2$  entsprechen und ebenso beteiligen sich auch andre chromatinreiche Derivate des Mesoderms an seiner Zusammensetzung. Trotz dieser täuschenden Ähnlichkeit der Anlage herrschen doch wichtige Unterschiede, indem die Enteroblasten  $E^1E^2$ ,  $e^1e^2$  bei *Fiona* direkt an der Begrenzung der Entodermhöhle teilnehmen, was bei *Physa* nicht der Fall ist. Es verbindet sich ferner bei der ersteren der Darmstrang durch Vermittlung der Zellen  $z^1z^2$  mit dem Ectoderm, welche unserm dritten Mikromerenpaar entsprechen, das sich aber an der Zusammensetzung des Enddarmes gar nicht beteiligt. Der letztgenannte Unterschied dürfte aber nur auf einer ungenauen Beobachtung

CASTEELS beruhen, da diese Zellen auch bei *Fiona* von der Anlage des Enddarmes ebenso weit entfernt sind wie bei *Physa*.

Angesichts dessen, daß die oben besprochenen drei Formen drei verschiedene Gasteropodengruppen repräsentieren (die Proso-Opisthobranchier und die Pulmonaten) dürfte die Verwendung eines Teils des Urmesoderms zum Aufbau des Darmkanals als eine bei den Gasteropoden weit verbreitete Erscheinung betrachtet werden. Da sie, nach den bisherigen Angaben zu schließen, auch bei den Anneliden ebenso weit verbreitet sein dürfte, so erscheint es höchst wahrscheinlich, daß wir es hier mit einem alten Bildungsmodus zu tun haben. Wir haben bereits beim Mesoderm die betreffende Hypothese WILSONS, welcher in diesem Bildungsmodus den Beweis für die Herkunft des Mesoderms vom Archenteron erblickt, ausführlich besprochen.

Im schroffen Gegensatze zu den meisten bisherigen Angaben über die Entwicklung des Darmes stehen die Beobachtungen MEISENHEIMERS an *Limax* ('98) und *Dreissensia* ('01), bei denen »der ganze Darm vom After bis zur Einmündung in den Magen als ectodermales Gebilde aufzufassen ist«.

Diese Angabe stützt sich auf eine sehr sorgfältige Untersuchung an Schnitten und unterliegt, nach der Versicherung des Verfassers, keinem Zweifel. Um so mehr ist sie überraschend und steht derzeit noch ganz unvermittelt da. Es stellt sich aus ihr heraus, daß sogar in der engen Molluskengruppe nicht einmal der Darmkanal in seiner ganzen Ausdehnung als ein homologes Gebilde gelten darf.

Da die von MEISENHEIMER untersuchten Formen zwei verschiedenen Gruppen: den Pulmonaten und Lamellibranchiern angehören, so ist kaum anzunehmen, daß der ectodermale Ursprung ihres Darmes nur eine ganz seltene Ausnahme bildet, vielmehr sollte man erwarten, daß er auf eine größere Anzahl von Molluskentypen ausgedehnt ist. MEISENHEIMER weist diesbezüglich auf die Befunde anderer Forscher hin, nach denen der Darm vom Ectoderm entspringen soll, er hält sie aber selbst mit Ausnahme deren von LANKESTER bei *Limnaeus* und HENCHMAN bei *Limax* für nicht ganz zuverlässig. Über die Beobachtungen LANKESTERS haben wir bereits oben unsre Ansicht geäußert. Es wurde daselbst ebenfalls betont, daß weder bei *Physa* noch bei *Planorbis* stichhaltige Beweise für die Beteiligung des Ectoderms an der Bildung des Enddarmes erbracht werden konnten, wenn auch bei beiden in der Gegend, wo der solide Strang entsteht, eine leichte Einstülpung des Ectoderms sich bemerkbar macht, ja bei



*Physa* sogar ein teilweises Vordringen von Ectodermzellen in die Furchungshöhle beobachtet wurde.

Sollen nun diese Befunde als die erste Stufe des bei *Limax* und *Dreissensia* bereits vollendeten Bildungsmodus betrachtet werden oder als die letzte Spur desselben? Diese Frage läßt sich vom Standpunkt der bisherigen Beobachtungen noch nicht fruchtbar diskutieren.

Wir möchten noch zum Schluß auf einen Punkt in der Entwicklung von *Limax* und *Dreissensia* die Aufmerksamkeit lenken. Es ist die hochwichtige Rolle, welche bei denselben das Ectoderm im Aufbau der Organe spielt, denn es liefert nicht nur den bei weitem größeren Teil des Darmkanals (den ganzen Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm und die Speicheldrüsen), sondern auch die Urniere, die bleibende Niere, das Herz und Pericard, ja sogar die Geschlechtsdrüsen. Da sonst aus demselben Keimblatte auch das Nervensystem samt den Sinnesorganen, die Hautdrüsen, die Schale, überhaupt das ganze Integument hervorgeht, so ist selbstverständlich den beiden andern Keimblättern nur eine sehr untergeordnete Rolle zugewiesen — ein Verhalten, das so lange als ein sehr frappanter Ausnahmefall betrachtet werden muß, bis es gelingt, bei andern Formen eine kräftigere Stütze für die Auffassung MEISENHEIMERS zu finden, als es bisher gelungen ist.

### c. Definitive Niere.

Meine Beobachtungen über die Differenzierung dieses Organs bei *Physa* erstrecken sich nur bis zu derjenigen Phase, wo es die Gestalt eines langgestreckten, an seinem proximalen Ende schlingenförmig umbiegenden Schlauches gewinnt (Fig. 120n). Sie haben ergeben, daß die hierbei sich abspielenden Vorgänge wesentlich dieselben sind, wie bei *Planorbis* (RABL) und daß die Niere von *Physa* ebenso wie bei dieser Form ihren Ursprung dem primären Mesoderm verdankt.

Mit Rücksicht darauf, daß die Befunde RABLS, betreffend die mesodermale Ableitung der Niere, neulich von MEISENHEIMER ('98) als nicht maßgebend angesehen werden, ist eine strenge Begründung dieser Befunde um so mehr erwünscht, als der letztere dieses Organ bei *Limax*, *Dreissensia* und *Cyclas* vom Ectoderm ableitet und seine Auffassung auf positive Beweise stützt.

Die Beweisführung RABLS ist insofern nicht ganz einwandfrei als sie hauptsächlich auf der Beobachtung beruht, daß die erste Anlage der Niere an entsprechenden Stadien mit dem Ectoderm in keinem Zusammenhang steht, sondern daß letzteres »kontinuierlich

in einfacher Schicht über dieselbe hinwegstreicht«. Daraus folgert dieser Autor, »daß weder von einer Verdickung noch von einer Einstülpung des Ectoderms die Rede sein kann«. Dies dürfte ganz richtig sein, es bleibt aber fraglich, ob die Anlage nicht etwa schon auf viel früheren Stadien durch Auswanderung von Ectodermzellen entstanden sein könnte?

Zugunsten der Auffassung RABLS müssen wir MEISENHEIMER gegenüber hervorheben, daß der erstere die mesodermale Ableitung nicht einzig und allein auf den obigen Befund stützt, vielmehr noch andre wichtige Momente berücksichtigt. Namentlich den Umstand, daß das Ectoderm derjenigen Seite, welche die Nierenanlage enthält, von demjenigen der Gegenseite nicht verschieden ist, ferner daß die histologische Beschaffenheit der dieselbe zusammensetzenden Zellen in jeder Beziehung den Mesodermzellen so sehr ähnlich ist, daß man über ihre Abstammung von den letzteren gar nicht im Zweifel sein kann. Diese Beobachtung ist sehr wichtig und geradezu ausschlaggebend, denn wir finden auch bei *Physa* eine auffallende Übereinstimmung zwischen den Hauptzellen der ersten Anlage der Niere und den Derivaten des primären Mesoderms. Namentlich tritt dieselbe am deutlichsten an Sublimatpräparaten hervor, die mit EHRLICH'S Triacid tingiert wurden. Das Plasma zeigt denselben gelblichen oder rotgelblichen Ton, welcher den Abkömmlingen des Urmesoderms, sowie den ursprünglichen Entodermzellen eigentümlich ist und offenbar von noch nicht ganz aufgelösten Dotterkörnchen herrührt. Durch die Feststellung der histologischen Identität der Nierenanlage mit den Mesodermelementen ist schon für den genetischen Zusammenhang beider ein sehr wichtiger Stützpunkt gewonnen. Zum strengen Beweis fehlt aber noch die Ermittlung der Descendenz, welche wir bei RABL vermissen.

Es soll also im folgenden diese Lücke durch diesbezügliche Beobachtungen an *Physa* ausgefüllt werden.

Wir haben den fraglichen Zellenhaufen, welchen RABL und andre Forscher zum Ausgangspunkt ihrer Beobachtungen über die Entwicklung der Niere machen, genetisch verfolgt und die volle Überzeugung gewonnen, daß er aus den Derivaten der beiden medianen Urmesoderm-Makromeren seinen Ursprung nimmt. Wenn man nämlich die Schicksale dieser letzteren an einer unterbrochenen Reihe von Stadien verfolgt, so bemerkt man zunächst, daß sie schon während der Gastrulation seitlich auseinanderweichen oder richtiger durch die eindringenden Fortsätze der Ectodermzellen auseinander gedrängt werden.

Bevor noch die Verengung des Blastoporus ihr Maximum erreicht hat, haben sie sich bereits geteilt (Fig. 90*M*), so daß man an den nächsten Stadien an ihrer Stelle bereits mehrere größere Zellen von mesodermalem Charakter findet, welche zu beiden Seiten der inzwischen ausgebildeten Anlage des Enddarmes symmetrische Reihen bilden und sich sowohl durch die Eigenschaft ihres Plasmas, als auch durch ihre Größe und ihre großen, bläschenförmigen Kerne auszeichnen (Fig. 94*b, c, mesh*). Durch weitere Teilung nehmen die beiderseitigen Reihen an Länge zu, ohne dabei ihre ursprünglichen histologischen Eigenschaften einzubüßen. Mit diesen jüngsten Descendenten der medianen Makromeren des Mesoderms treten alsbald ihre älteren, kleinen Tochterzellen in Verbindung, welche wir als Mikromeren bezeichneten, desgleichen ein Teil der den vorderen Makromeren angehörigen Mikromeren, welche in den Ecken zwischen diesen und den medianen Makromeren sich befanden (Fig. 104*b*). Die letzteren haben inzwischen durch Teilung bedeutend an Zahl zugenommen. Durch Aufnahme mehrerer von diesen kleinen Zellen entstehen zwei ziemlich lange Stränge aus gemischten Elementen, die als die hinteren Mesodermstreifen bezeichnet werden könnten. Es sind aber keine vollständigen hinteren Mesodermstreifen, weil die vorderen Makromeren sich bereits zu den Urnieren differenziert haben und ein Teil der Mikromeren die Anlage des Enddarmes gebildet hat, während ein anderer sich in der Leibeshöhle zerstreute. Diese Stränge ziehen von der Medianlinie an der Bauchseite nach den Seiten gegen die Urnieren zu und setzen sich mit den letzteren durch eine Kette von kleineren Zellen in Verbindung. Fig. 94*a—c, mesh* zeigt uns die Konfiguration derselben an einem Stadium, bei dem die Einstülpung der Schalendrüse kaum begonnen hat. Wir sehen in denselben neben den großen, grobkörnigen Komponenten, den jüngsten Derivaten der beiden medianen Makromeren, einige kleine chromatinreiche Zellen, welche anfangs besonders an den distalen Enden der Streifen angehängt sind. An einem der nächstfolgenden Schnitte derselben Serie sieht man aber ebenfalls ganze Reihen von Mesodermzellen, die vom Enddarme ausgehend die Anlage der Schalendrüse umziehen (Fig. 94*d*). An Präparaten erkennt man aber sofort, daß diese Zellreihen einer andern Quelle entstammen, als die soeben beschriebenen Mesodermstreifen, sie gehören nämlich dem sekundären Mesoderm, welches sich inzwischen bis an das Hinterende des Keimes ausgebreitet hat. Mit der Nierenbildung haben sie aber sicher nichts zu tun.

An Schnitten Fig. 97, 104*a*, welche nur etwas älteren Stadien

entnommen wurden, bemerkt man, daß an Stelle von Streifen runde, flach ausgebreitete Zellenhaufen entstanden sind, in denen man ohne weiteres die Komponenten der ersteren wieder erkennt. Noch deutlicher zeigen uns ihre Gestalt und ihre Zusammensetzung Flächenbilder Fig. 101. Diejenige Partie des Ectoderms, welche diese mesodermalen Zellhaufen überdeckt, ist anfangs nur ganz schwach, später auffallend stark vorgewölbt und aus kleinen Zellen zusammengesetzt, unter denen man gewöhnlich mehrere in Mitose trifft. Ihre Teilspindeln liegen aber fast ausnahmslos tangentiell zur Oberfläche des Ectoderms, was auf eine Proliferation in der Fläche hindeutet.

Anfangs sind die beiderseitigen Zellenhaufen mehr oder weniger an Umfang einander gleich und die Zellen, aus denen sie zusammengesetzt sind, hängen nur lose miteinander zusammen, später bilden sie ganz dichtgedrängte Zellenmassen, in denen die Grenzen einzelner Zellen derart verwischt sind, daß das Ganze einem Syncytium ähnlich sieht (Fig. 105*n*). Der linke Zellenhaufen, der alsbald stärker entwickelt erscheint, bildet nun die erste Anlage der Niere, über deren mesodermale Herkunft wohl keine Zweifel mehr obwalten können, nachdem wir die Descendenz desselben Schritt für Schritt verfolgt haben. Die größeren Komponenten dieser Anlage behalten auch fernerhin ihren ursprünglichen mesodermalen Charakter, wenngleich sie inzwischen mehrfache Teilungen ausgeführt haben. Was die Mikromeren betrifft, deren Zahl an älteren Entwicklungsstufen sichtlich zunimmt und welche sich an der dem Entoderm zugekehrten Fläche der Anlage ansammeln, so gehört ein Teil derselben zweifellos den Urmesodermmikromeren an, der andre dürfte von den größeren Komponenten geliefert werden, welche öfters in stark inäqualer Teilung getroffen wurden, schließlich können wohl einige auch aus der Teilung der Mikromeren selbst hervorgehen.

Verfolgt man die Nierenanlage an Serien von Stadien verschiedenen Alters, so gewinnt man oft den Eindruck, daß eine Auswanderung der Ectodermzellen<sup>1</sup> behufs Vergrößerung der soeben beschriebenen Anlage stattfindet. Man bekommt manchmal ähnliche Bilder zu Gesicht, wie sie MEISENHEIMER in den Figuren 82—90 Taf. XXXV als Beweis für die ectodermale Herkunft der gemeinsamen Anlage von Niere und Herz bei *Limax* vorführt. Derartige Bilder

<sup>1</sup> Nach PÖTSCH ('04) treten auch bei *Planorbis corneus* Bilder auf, die einen engeren Zusammenhang der Nierenanlage (deren Ursprung dem Verfasser nicht ganz klar ist) mit dem Ectoderm vermuten lassen. Zool. Centralblatt. 1905. Nr. 67.

sind sehr verführerisch und man wäre versucht, auch bei *Physa* die Nierenanlage vom Ectoderm abzuleiten, wenn ihre mesodermale Herkunft durch direkte Beobachtung nicht sichergestellt wäre. Namentlich könnten Schnitte, wie der in Fig. 105 dargestellte, mit Recht als Beweise für eine ectodermale Ableitung ausgenutzt werden, da hier eine ganze Kette von Ectodermzellen soeben in die Furchungshöhle eingewandert zu sein scheint. Wir konnten aber trotz alledem nach Durchsicht mehrerer Dutzende von Schnittserien die Überzeugung gewinnen, daß es sich dabei tatsächlich um Auswanderung von Ectodermzellen in die Furchungshöhle handelt. Ebenso wenig konnte die Beobachtung, daß einige Mesodermzellen keilförmig zwischen den Epithelzellen stecken, als ein Beweis für ihre Einwanderung in das letztere gedeutet werden. Wir fassen vielmehr diese Verschiebung der einzelnen Zellen als Ausdruck eines wechselseitigen Verkehrs zwischen dem Ectoderm und der Nierenanlage, bzw. den sie umgebenden Mesodermzellen auf. Sollte aber tatsächlich eine Auswanderung von Ectodermzellen stattfinden, so hätte sie allenfalls nicht den Zweck, die Anlage der Niere zu bilden, denn diese ist schon längst fertig.

Die weitere Differenzierung der Nierenanlage besteht anfangs fast nur in einer Vermehrung ihrer Komponenten. An Schnitten von Stadien mit wohl ausgebildeter Schalendrüse überzeugt man sich, daß die Anlage eine massive Platte bildet, deren kleinzellige, chromatinreiche Bestandteile an der Oberfläche liegen und die großzelligen zum Teil mantelartig einhüllen, zum Teil zwischen dieselben eindringen. Lange Zeit hindurch bleibt sie sonst fast unverändert liegen, bis etwa zu derjenigen Phase, wo die Schalendrüse ganz flach geworden ist und ihre Verschiebung von der Medianebene beginnt. Man sieht sie dann zunächst die Gestalt eines kurzen soliden Stranges annehmen, dann streckt sie sich mehr in die Länge, höhlt sich am inneren Ende aus, während das äußere, mit der Haut verbundene noch kein Lumen zeigt. Vielmehr sind hier die Zellen stark zusammengedrängt und wie der Schnitt Fig. 118 zeigt, beginnen einzelne Ectodermzellen in den Strang einzudringen.

Auch noch jetzt erkennt ein geübtes Auge, daß die Wandungen des Stranges aus großen Zellen bestehen, welche ein andres Aussehen zeigen, als die Ectodermzellen. An der Oberfläche des Stranges liegen ziemlich dicht kleinere mesodermale Zellen, welche wahrscheinlich die bindegewebigen Elemente der Niere zu liefern haben.

Über die weitere Differenzierung dieses an beiden Enden noch

blind endigenden Schlauches haben wir nicht viel zu berichten, sie besteht im Längswachstum desselben und einer Umbiegung an derjenigen Stelle, wo er mit dem Darm in Berührung kommt. Am Stadium Fig. 120 sehen wir die Niere in Gestalt eines langen Rohres, welches an der linken Seite der Schnecke links vom Enddarm nach außen mündet.

Die Beziehung der Niere zum Pericard wurde leider nicht näher verfolgt, desgleichen die Differenzierung einzelner Abschnitte, welche bereits RABL beobachtet hat. Aus einigen Beobachtungen dürfte aber geschlossen werden, daß keine nennenswerten Abweichungen von der allgemein erkannten Norm vorkommen.

Es wurde oben bemerkt, daß während der Konstituierung der beiden hinteren Mesodermstreifen sich bald zwei symmetrisch zu beiden Seiten des Enddarmes liegende Zellenhaufen oder Platten bilden, von denen die linke sich zur Anlage der definitiven Niere differenziert. Wir hätten also noch der gegenseitigen Platte zu gedenken, welche kurz nach ihrem Entstehen wenigstens so groß, wenn nicht größer als die linke ist. Sie streckt sich aber sehr bald in die Länge und ihre Komponenten zeigen das Bestreben, sich nach vorn gegen die Kopfpartei, seitwärts gegen die linke Platte und die Basis des Enddarmes auszudehnen. An späteren Stadien (Fig. 120a, b, mesh) sieht man sie noch ziemlich umfangreich und mit der Nierenanlage durch eine Zellbrücke verbunden. Über die späteren Schicksale konnten keine sicheren Beobachtungen gesammelt werden, so viel ist aber sicher, daß mehrere von den größeren Zellen bis zur Torsion der Larve in der ursprünglichen Lage verharren, worauf sie auf die linke Seite herüberwandern. Allem Anschein nach entsteht aus diesem Material das Herz und Pericard und es ist auch nicht ausgeschlossen, daß demselben auch die Geschlechtsdrüsen ihren Ursprung verdanken.

Ist unsre Vermutung gerechtfertigt, alsdann würden bei *Physa* und *Planorbis* aus dem Urmesoderm sehr wichtige Organe hervorgehen, nämlich außer den Urnieren, der bleibenden Niere und dem Enddarm, deren mesodermale Abteilung wir im vorhergehenden nachgewiesen haben, auch das Herz, Pericard und die Geschlechtsdrüsen. Es bliebe somit nur ein ganz geringer Rest für das Mesenchym bzw. auch für das Cölom übrig. Das mittlere Keimblatt dieser Formen enthält also schon nach seiner ersten Differenzierung die Anlagen der genannten Organe und bringt sie in einer gewissen Zeitfolge zur Entfaltung. Zuerst differenzieren sich die Enteroblasten, darauf die Nephroblasten, dann folgen mehrere Differenzierungsteilungen der ge-

bliebenen Mutterzellen, welche schließlich in die beiden Mesodermstreifen zerfallen, aus denen die weiteren Anlagen hervorgehen.

Die mesodermale Ableitung der bleibenden Niere wurde bei den Pulmonaten nur ausnahmsweise versucht, im allgemeinen haben sie ältere Autoren aus dem Ectoderm abgeleitet.

Bei den Prosobranchiern leitet v. ERLANGER ('91, '92) die Niere von *Paludina* und *Bythinia* vom Mesoderm, den Ausführungsgang vom Ectoderm ab. Bezüglich der Opisthobranchier hat MAZZARELLI ('98) auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen an vielen Larven und in Übereinstimmung mit v. ERLANGER den Nachweis zu erbringen versucht, daß das sog. »anale Organ« derselben der definitiven Niere anderer Gastropoden entspricht, ferner daß es mit Ausnahme des ectodermalen ausführenden Porus der Hauptmasse nach aus dem Mesoderm gebildet wird. Höchst wichtig ist der Befund dieses Autors, daß es ganz allgemein einer paarigen Anlage entstamme, namentlich sind es zwei Zellen, die ursprünglich im Entoderm liegen, sich später von diesem abtrennen und in die Blastocöhlöhle einwandern. Dieselben vereinigen sich später infolge der Drehung und bilden eine einzige, links vom Rectum gelegene Anlage, welche auch bei vielen Prosobranchiern an derselben Stelle liegt und die Anlage der definitiven Niere bildet. Somit ist diese Anlage nach MAZZARELLI der linken Niere der monotocarden Prosobranchier homolog. Es wäre noch zu bemerken, daß der entodermale Entwicklungsmodus nach MAZZARELLI nur als ein abgekürzter zu deuten wäre, während der eigentliche Nierensack unzweifelhaft aus dem Mesoderm hervorgeht.

Mit den Befunden bei den Opisthobranchiern lassen sich diejenigen bei *Physa* ganz gut in Einklang bringen. Man könnte auch hier die erste Anlage als paarig<sup>1</sup> ansehen, denn wenngleich derzeit noch ein direkter Nachweis dafür fehlt, daß die bleibende Niere von der anderseitigen Anlage einen Beitrag erhält, so halte ich dies für höchst wahrscheinlich.

Im strengen Gegensatze zu den oben erwähnten Befunden stehen diejenigen mehrerer älterer und neueren Beobachter, welche die Niere aus dem Ectoderm ableiten. Unter den letzteren verdienen die meiste Beachtung die Beobachtungen MEISENHEIMERS ('98), welcher auf Grund einer sehr sorgfältigen Untersuchung den Beweis liefert, daß bei *Limax* die gemeinsame Anlage von Herz und Niere aus einer Wucherung des Ectoderms entsteht. Dieser Befund wurde von demselben

<sup>1</sup> Auch bei *Cycas* (ZIEGLER) und *Paludina* (nach TÖNNIGES) ist die Anlage paarig, bei *Dreissensia* (MEISENHEIMER) unpaar.

Beobachter auch für *Dreissensia* und *Cyclas cornea* ('01) bestätigt und näher präzisiert<sup>1</sup>. Wir hätten also wie bei der Urniere zwei Entwicklungstypen zu unterscheiden, den mesodermalen und ectodermalen. Als Stütze für die Auffassung MEISENHEIMERS können die Befunde HEYMONS ('93) bei *Umbrella* dienen, welche sich zwar nach Auffassung dieses Autors auf die larvale Niere beziehen, aber nach der Deutung MAZZARELLIS die bleibende Niere betreffen, ferner diejenigen CASTEELS ('04) bei *Fiona*, wo mit aller Sicherheit die Analniere aus dem Ectoderm (von  $3c^{111}$ ) herkommen soll.

In der kritischen Übersicht der bisherigen Angaben über die Ableitung der Niere sucht MEISENHEIMER (l. c.) die anders lautenden Befunde seiner Vorgänger, welche die Niere, sei es rein vom Mesoderm, sei es von diesem und dem Ectoderm ableiten, zugunsten seiner eignen Auffassung zu deuten. Wir haben oben hervorgehoben, daß man oft versucht ist, die Wucherung der Ectodermzellen dort anzunehmen, wo sie nicht stattfindet. Es ist in der Tat sehr schwer, wenn der histologische Charakter nicht zu Hilfe kommt, in einzelnen Fällen zu entscheiden, ob eine Auswanderung aus einem Keimblatte tatsächlich stattfindet, so daß eine Täuschung auch bei größter Sorgfalt und Vorsicht nicht ausgeschlossen ist. Sollten aber alle Beobachtungen über den ectodermalen Ursprung der Niere ganz richtig sein, alsdann hätten wir um einen Beweis mehr, daß die Natur sich an keine festen Regeln hält.

#### IV. Résumé.

1) Die Furchung des Eies von *Physa fontinalis* und *Ph. hypnorum* verläuft nach dem umgekehrten Furchungsmodus und weist einen ausgesprochen determinierten Charakter auf.

2) Dieselbe wurde synchron nur bis zum Stadium von 123 Zellen ganz genau verfolgt, die Geschichte der einzelnen Quartette konnte dagegen bis in die spätesten Stadien verfolgt werden.

3) Die Ursache des umgekehrten Furchungsmodus liegt höchstwahrscheinlich in der inversen Eistruktur der betreffenden Formen.

Den Spiraltypus halten wir mit CHILD ('00) für das Resultat der Selection, welche nicht nur passende Organisationen, sondern auch ontogenetische Entwicklungsweisen züchtet. Ein Abhängigkeits-

<sup>1</sup> Im Gegensatz zu MEISENHEIMER leitet ZIEGLER ('85) die Niere von *Cyclas* aus dem Mesoderm ab.



verhältnis zwischen der Spiralfurchung und der Schalendrehung läßt sich nicht streng nachweisen.

4) Das regelmäßige Alternieren der Spirale findet nur in den Anfangsstadien statt, hört bei *Physa* schon auf dem Stadium von 28 Zellen auf.

5) Die bilaterale Furchung beginnt mit der ersten Teilung von 4*d* am Stadium von 44—50 Blastomeren. Fast gleichzeitig (bei 52 Zellen) teilen sich die Zellen 3*a*<sup>2</sup>, 3*b*<sup>2</sup>, 3*c*<sup>1</sup>, 3*d*<sup>1</sup> bilateral.

Die bilaterale Furchung führt nicht notwendig zur Ausbildung von Organanlagen, indem z. B. 3*a*<sup>1</sup> und 3*b*<sup>1</sup> sich bilateral teilen ohne Organanlagen zu bilden.

6) Die erste und zweite Teilung ist äqual. Das Zustandekommen des für Mollusken und Anneliden charakteristischen Viererstadiums mit gekreuzten Polarfurchen läßt sich ebensowenig auf rein mechanische Faktoren zurückführen wie das der weiteren Furchungsbilder. Die Ursache desselben liegt in den Blastomeren selbst, mechanische Faktoren üben nur einen sekundär determinierenden Einfluß aus.

7) Es werden nur drei Ectomerenquartette gebildet. Diese höchst wichtige Erscheinung in der Furchung der Mollusken und Anneliden steht wohl nicht im Zusammenhang mit der definitiven Sonderung der drei Keimblätter, sondern mit der Differenzierung der vier ursprünglichen Makomeren, welche von nun an nur ento- und mesodermale Elemente führen. Die definitive Sonderung der Keimblätter findet bei *Physa* erst bei 107 Zellen statt.

8) Die Furchung ist mit gleichzeitiger Differenzierung der Blastomeren verbunden, ohne welche die Erreichung des Endzieles nicht denkbar ist. Als äußerer Ausdruck derselben sind die stets nach demselben Typus verlaufenden stark inäqualen Teilungen in den wichtigsten Blastomeren, ferner das periodische Erscheinen und Verschwinden von tingierbaren Körnchen, unsrer Ectosomen (Taf. XXVII) auf den Stadien von 4—24 Zellen und ihre Wanderung nach dem Eicentrum zu betrachten.

9) Das Eiplasma spielt bei der Zellteilung eine aktive Rolle, welche sich im Aussenden und Einziehen von Fortsätzen, sowie im Einsinken und Emportauschen der Blastomeren äußert.

10) Der Embryo gewinnt am Stadium von 40 Zellen einen regelmäßigen radialen Bau. In den Hauptebenen liegt das erste, zweite und vierte, in den intermedianen das dritte Quartett.

11) Vom zweizelligen Stadium an erscheint eine geräumige Furchungshöhle, welche an den nachfolgenden Stadien periodisch

verschwindet und wiederkehrt. Sie steht nach unsrer Auffassung nicht nur in inniger Beziehung zum Stoffwechsel, sondern in unmittelbarer und nachweislicher Beziehung zum Furchungsprozesse (vgl. Abschn. 13).

12) Die Geschichte des ersten Quartetts wurde bis zu 59 Zellen genau verfolgt. Von dieser Zahl entfallen auf das Kreuz 51, auf die Trochoblasten 8 Zellen. Die Protoblasten der Kreuzfigur differenzieren sich nach dem Vorgange anderer Protoblasten durch eine dreimalige inäquale Teilung zu den »Basalzellen«, aus denen die ganze Kreuzfigur hervorgeht. Letztere tritt zuerst bei 40 Zellen deutlich auf. Das erste Quartett liefert einen Teil des Velums und der Kopfblase, ferner die Scheitelpplatten, welche bloß aus den seitlichen und dem vorderen Kreuzarme entstehen. Erstere liefern hauptsächlich das Zellenmaterial für die Cerebralganglien, Augen und Tentakeln.

13) Das zweite Quartett, dessen Geschichte bis 77 Zellen verfolgt wurde, beginnt seine Differenzierung mit Abschnürung von indifferenten Zellen  $2a^{1.1}$ — $2d^{1.1}$ . Es entwickelt sich bei *Physa* der sog. erste Somatoblast *X* ( $2d^1$ ) nicht, jedoch hat diese Zelle eine eigne Geschichte und wird zum regen Wachstumscentrum. Die schwächste Entwicklung zeigt  $2b$ , aus dem nur ein Teil des Stomodäums, des Velums und Schlundes entsteht. Aus  $2d$  geht die Schalendrüse, aus  $2a$  und  $2c$  ein Teil des Stomodäums und Oesophagus, sowie die Radulatasche hervor. Die kleinen ventralen, an die Entodermplatte anstoßenden Descendenten  $2a^{2.2}$ — $2c^{2.2}$  (sog. Stomatoblasten) werden eingestülpt und tragen zur Bildung des Oesophagus bei.

15) Das dritte Quartett, dessen Geschichte bis 57 Zellen verfolgt wurde, liefert das sekundäre Mesoderm, einen Teil des Stomodäums und Fußes. Seine zwölf ventralen Descendenten, die sich an das Entoderm anlehnen, werden zum größeren Teil mit derselben eingestülpt und tragen zum Verschluß des Blastoporus sowie zur Ausbildung des Oesophagus bei.

16) Das vierte Quartett und die Makromeren liefern ausschließlich das Entoderm. Es wird vor der Einstülpung noch ein fünftes und sechstes Quartett gebildet, im Ganzen 32—35 Entodermzellen.

17) Das primäre Mesoderm entwickelt sich aus  $4d$ , dessen Descendenz bis 24 Zellen (sechs Makromeren und 18 Mikromeren) verfolgt wurde. Es liefert mehrere wichtige Organanlagen.

18) Das sekundäre Mesoderm entsteht aus  $3a^{2.1.1.1}$ ,  $3a^{2.2.1.1}$  und  $3b^{2.1.1.1}$ ,  $3b^{2.2.1.1}$ , deren Progenitur bis 16 Zellen verfolgt wurde.

Ihre endgültige Differenzierung vollzieht sich erst bei 107 Zellen, sie erzeugen die vorderen Mesodermstreifen, welche die Hauptmasse des Mesoderms bilden. Ihnen entstammen die Nuchalzellen, Fig. 117, welche als vorübergehende Bildung zu betrachten sind (s. Abschn. 18c).

19) Bei *Physa* läßt sich kein Gegensatz zwischen dem primären und sekundären Mesoderm feststellen, beide entwickeln sich nebeneinander und gehen ineinander über.

20) Die bei der Sonderung der beiden Mesodermanlagen erzeugten Mikromeren (rudimentäre Zellen) sind als Differenzierungsprodukte zu betrachten, deren wechselnde Endschiede kaum zur Aufklärung ihrer phylogenetischen Rolle dienen können.

21) Keine von den sog. rudimentären Zellen des zweiten, dritten und vierten Quartetts geht in die Zusammensetzung des primären Entodermsackes ein.

22) Die Gastrulation beginnt bei 33 Zellen im Entoderm und über 200 im Keime und ist ein unmittelbares Resultat der Furchungsvorgänge. Die Gastrulainvagination beginnt bei gleichzeitiger Einsenkung des animalen Poles.

23) Der Blastoporus schließt sich nie ganz und geht direkt in den primären Schlund über. Der von hinten nach vorn fortschreitende Verschluss desselben wird unter Mitwirkung der Mikromeren des dritten Quartetts bewerkstelligt.

24) Das Stomodäum entsteht aus dem zweiten und dritten Quartett.

25) Die Radulatasche erscheint zunächst als eine paarige Einstülpung (Fig. 98a) hinter dem primären Stomodäum; sie entstammt dem zweiten Quartett.

26) Das Velum wird aus den vier vorderen Trochoblasten und den Descendenten von  $2b^{1,2}$ ,  $2b^{2,1}$ , sowie von der Tipzelle  $2b^{1,1}$  gebildet.

27) Die Urniere ist ein rein mesodermales Gebilde, welches sich aus den hinteren Makromeren des primären Mesoderms aufbaut. In ihrer vollendeten Gestalt besteht sie aus den für Basommatophoren typischen vier Zellen: einer Wimperzelle, zwei Excretionszellen und einer Ausführungszelle. Sie atrophiert sehr spät, nämlich nach Ausbildung der Schneckengestalt.

28) Die Wimperzelle erzeugt bei der Larve außer der Wimperflamme noch äußere Cilien (Fig. 88).

29) Die Cerebralganglien entstehen aus den Scheitelplatten, vielleicht unter Beteiligung des sekundären Mesoderms. Im

Zusammenhang mit denselben und aus demselben Zellmaterial entstehen durch Einstülpung die Augenblasen und durch Ausstülpung die Tentakeln.

30) Pedalganglien bilden sich unabhängig von den Cerebralganglien, ihre Anlagen konnten nicht bis auf einzelne Blastomeren verfolgt werden. Otocysten entstehen durch einen Einstülpungsprozeß.

31) Der Enddarm entsteht als solider Strang aus den Mikromeren der hinteren, medianen Makromeren des Urmesoderms, vorwiegend aus  $m_1 m_1 = e_1 E$  der Autoren. An seiner Ansatzstelle an das Ectoderm erscheinen zwei große charakteristische, ectodermale Zellen, die »Analzellen«, welche sich bis zur Ausbildung des Proctodäums erhalten.

32) Die definitive Niere ist mesodermal, wahrscheinlich auch das Herz, Perikard und die Geschlechtsdrüse. Alle nehmen in den hinteren Platten des primären Mesoderms ihren Ursprung.

33) Der Beginn der Asymmetrie läßt sich bei *Physa* ebenso wenig wie bei *Planorbis* (RABL) auf eine einzelne Entodermzelle zurückführen. Sie erscheint schon vor der Gastrulation und mag in ungleichmäßiger Entwicklung des Mesoderms bedingt sein.

34) Aus den Beobachtungen der Differenzierungsvorgänge und der Organogenese bei *Physa* kann auf eine frühzeitige Lokalisierung von organbildenden Substanzen in einzelnen Blastomeren (im Sinne CONKLINS [05]) nicht geschlossen werden. Es können nämlich aus Zellen desselben Ursprungs verschiedene Organe entstehen, z. B. aus den Descendenten vor 4d: die Larvalnieren, Muskeln und Bindegewebe, wahrscheinlich auch das Herz und die Geschlechtsdrüse.

35) Für eine strenge Homologisierung der Blastomeren und Keimblätter fehlen zurzeit noch sichere Anhaltspunkte.

### Literaturverzeichnis.

- '82. I. BLOCHMANN, Über die Entwicklung der *Neritina fluviatilis* Müll. Diese Zeitschrift. XXXVI.  
 '83. — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gasteropoden. Diese Zeitschrift. XXXVIII.  
 '00. D. CARAZZI, L'embryologia dell' *Aplysia limacina* L. fino alla formazione delle strisce mesodermiche. Anat. Anz. XVII.  
 '00. — GEORGEVITCH und die Embryologie von *Aplysia*. Ibid. XVII.  
 '04. B. D. CASTEEL, The Cell-Lineage and Early Development of *Fiona marina*, a Nudibranchiate Mollusk. Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia.  
 '00. C. M. CHILD, The Early Development of *Arenicola* and *Sternaspis*. Arch. f. Entw. der Organismen. Bd. IX. Heft 4.

- '91. E. G. CONKLIN, Preliminary note on the Embryology of *Crepidula fornicata* and of *Urosalpinx cinerea*. J. Hopkins Univ. Circul. Vol. X. Nr. 88.
- '97. — The Embryology of *Crepidula*. Journ. of Morph. Vol. XIII.
- '98. — Cleavage and Differentiation. Biol. Lect.
- '05. — Mosaic Development in Ascidian Eggs. Journ. Exp. Zool. Vol. II.
- '94. H. E. CRAMPTON, Reversal of Cleavage in an Sinistral Gasteropod. Ann. N. Y. Ac. of Sc. VIII.
- '96. — Experimental Studies on Gasteropod Development. Arch. f. Entwickl. III.
- '94. H. DRIESCH, Analytische Theorie der organ. Entwicklung. Leipzig.
- '96. — Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. Arch. f. Entwickl. IV. 1.
- '98. — Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. Arch. f. Entwickl. VI. 2.
- '99. — Die Lokalisation morphogener Vorgänge. Ibid. VIII. 1.
- '99. — Die Methode der Morphologie. Biol. Centralbl. XIX. 2.
- '91. R. ERLANGER, Zur Entwicklung der *Paludina vivipara*. Morph. Jahrb. Bd. XVII.
- '91. — Zur Entwicklung von *Bythinia tentaculata*. Zool. Anz.
- '94. — Zur Bildung des Mesoderms bei der *Palud. vivipara*. Morph. Jahrb. Bd. XXII.
- '80. H. FOL, Developpement des Gasteropodes pulmones. Arch. Zool. Exp. Gen. Tom. VIII. 1.
- '04. T. FUJITA, On the Formation of the Germinal Layers in Gasteropoda. Journ. College of Sci. Imp. Univ. Tokio. Vol. XX. Art. 1.
- '03. T. GARBOWSKI, Morphogenetische Studien. Jena.
- '03. — Über parthenogenetische Entwicklung der Asteriden. Bull. Ac. Sc. Cracovie.
- '00. P. M. GEORGEVITCH, Zur Entwicklungsgeschichte von *Aplysia depilans* L. Anat. Anz. XVIII.
- '81. B. HATSCHKE, Entwicklungsgeschichte von *Teredo*. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. III.
- '86. — Entwicklung der Trochophora von *Eupomatus uncinatus* Phil. Arb. Zool. Inst. Wien. VI.
- '99. H. HEATH, The Development of *Ischnochiton*. Zool. Jahrb. XII.
- '00. K. HEIDER, Das Determinationsproblem. Verh. Deutsch. Zool. Ges.
- '93. R. HEYMONS, Zur Entwicklungsgeschichte von *Umbrella mediterranea* Lam. Diese Zeitschrift. LVI.
- '02. R. W. HOFFMANN, Über die Ernährung der Embryonen von *Nassa mutabilis* Lam. Diese Zeitschrift. LXXII.
- '99. S. HOLMES, Reversal of Cleavage in *Ancylus*. Americ. Natur. XXXIII.
- '00. — The Early Development of *Planorbis*. Journ. of Morph. Vol. XVI.
- '96. H. S. JENNINGS, The Early Development of *Asplanchna Herrickii* de Guerne. Bull. Mus. Comp. Zool. XXX. 1.
- '95. C. A. KOFOID, Early Development of *Limax*. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. XXVII. 2.
- '96. KOSTANECKI und WIERZEJSKI, Über das Verhalten der sog. achromat. Substanzen im befrucht. Ei. Arch. mikr. Anat. Bd. XLII.
- '95. F. R. LILLIE, Embryology of the Unionidae. Journ. of Morph. Vol. X.
- '99. — Adaptation in Cleavage. Biol. Lect.

- '01. F. R. LILLIE, The Organisation of the Egg of Unio. Journ. of Morph. Vol. XVII.
- '81. E. L. MARK, Maturation, Fecondation and Segmentation of *Limax campestris*. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. VI.
- '98. G. MAZZARELLI, Bemerk. über die Analnieren der freileb. Larven der Opisthobranch. Biol. Zentralbl. Bd. XVIII.
- '97. A. D. MEAD, The Early Development of Marine Annelids. Journ. of Morph. Vol. XIII.
- '96. S. MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. 1. Teil. Furch. u. Keimblätterbild. Diese Zeitschrift. LXII. Bd.
- '98. — Organogenese einer Lungenschnecke. Ibid. LXIII. Bd.
- '98. — Über die Urnieren der Süßwasserpulmonaten. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Heidelberg.
- '99. — Zur Morphologie der Urnieren d. Pulmonaten. Diese Zeitschrift. LXV. Bd.
- '99—00. — Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha*. Ibid. LXIX. Bd. — Die Entwicklung von Herz, Perikard, Niere u. Genitalzelle bei *Cyclas* etc. Ibid.
- '86. W. PATTEN, The Embryology of *Patella*. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. VI.
- '79. C. RABL, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrb. V.
- '80. — Über den »Pedicel of Invagination« und das Ende der Furchung von *Planorbis*. Morph. Jahrb. Bd. VI.
- '03. A. ROBERT, Recherches sur le développement des Troques. Thèse 24 mars 1903. Arch. Zool. expér. Serie X.
- '03. — Essai sur quelques lois de la segmentation à propos de l'embryogenie du Troque. Bull. Scient. de la Fac. des Sc. Paris.
- '04. — Le mésoderme du Troque. Mem. Soc. Zool. de France. T. XVII. Prem. partie.
- '96. C. TÖNNIGES, Die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. Diese Zeitschrift. LXI. Bd.
- '03. J. C. TORREY, The Early Embryology of *Thalassoma melitta* (Conn). Ann. N.Y. Acad. Sc. Vol. XIV.
- '01. H. L. TREADWELL, The Cytogeny of *Podarke obscura*. Journ. of Morph. Vol. XVII.
- '97. A. WIERZEJSKI, Über die Entwicklung des Mesoderms bei *Physa fontinalis* L. Biol. Centralbl. XVII.
- '94. E. B. WILSON, The Mosaic Theorie of Development. Biol. Sect. Woods Holl.
- '96. — On Cleavage and Mosaic Work. Arch. f. Entw.
- '97. — Considerations on Cell Linneage and Ancestral Reminiscence. Ann. N.Y. Acad. Sc. Vol. XI.
- '98. — Cell Linneage and Ancestral Reminiscence. Ann. N.Y. Acad. Sc. Vol. XI. Nr. 1.
- '85. E. ZIEGLER, Die Entwicklung von *Cyclas cornea* Lam. Diese Zeitschrift. XLI. Bd.

### Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind, sofern nicht eine andre Vergrößerung ausdrücklich angegeben wurde, bei ZEISS Obj. D. Oc. II mit dem Zeichenprisma nach konservierten Objekten entworfen. Das histologische Detail wurde nicht eingetragen. Auf sämtlichen Furchungsbildern wurden die Elemente des primären Mesoderms in veilchenblauer, die Makromeren des sekundären Mesoderms in rosaroter, die

ersten zwei Paare der von ihnen herstammenden Mikromeren in grüner Farbe hervorgehoben.

Erklärung der allgemein durchlaufenden Bezeichnungen.

<i>äc</i> , äußere Cilien der Wimperzellen;	<i>m</i> , Mantel;
<i>an</i> , Analzelle;	<i>ma</i> , Magen;
<i>anz</i> , Anheftungszellen der Uniere;	<i>mf</i> , mittlere Zellen des Fußes;
<i>arh</i> , Archenteronhöhle;	<i>mesh</i> , hintere Mesodermstreifen;
<i>art</i> , Anlage der Radulatasche;	<i>mesp</i> , Mesodermplatte;
<i>aug</i> , Augenblase;	<i>m<sup>z</sup></i> , Mikromeren;
<i>äuss.un</i> , äußere Urnierenöffnung;	<i>ml</i> , Mundlappen;
<i>aus.z</i> , ausführende Zelle der Uniere;	<i>n</i> , definitive Niere;
<i>at</i> , Atemhöhle;	<i>nu</i> , Nuchalzellen;
<i>bl</i> , Blastoporus;	<i>oe</i> , Oesophagus;
<i>blm</i> , Blindsack des Mitteldarmes;	<i>ot</i> , Otocyst;
<i>d</i> , Darm;	<i>re</i> , Radulaeinstülpung;
<i>dp</i> , Darmplatte;	<i>rl</i> , rechter Leberlappen;
<i>ect</i> , Ectoderm;	<i>rt</i> , Radulatasche;
<i>ed</i> , Enddarm;	<i>rx</i> , Riesenzelle;
<i>eda</i> , Enddarmanlage;	<i>s</i> , Schale;
<i>eins</i> , Einstülpung;	<i>sd</i> , Schalendrüse;
<i>ekt</i> , Ectosomen;	<i>sec.mes</i> , secundäres Mesoderm;
<i>en</i> , Entoderm;	<i>sp</i> , Scheitelplatte;
<i>eis</i> , Eiweiß;	<i>st</i> , Stomodäum;
<i>eix</i> , Eiweißzelle;	<i>uk</i> , Urnierenkanal;
<i>ev</i> , Vacuole in der Endzelle der Niere;	<i>un</i> , Uniere;
<i>exx</i> , Excretionszelle;	<i>ux</i> , Urnierenzelle;
<i>f</i> , Fuß;	<i>V</i> , Velum;
<i>gc</i> , Gangl. cerebrale;	<i>vk</i> , Vacuole;
<i>g.ped</i> , Gangl. pedale.	<i>wf</i> , Wimperflamme;
<i>g.visc</i> , Gangl. viscerale;	<i>wx</i> , Wimperzelle;
<i>kb</i> , Kopfblase;	<i>x</i> , Einstülpung im Mantelrand, Riech-
<i>l</i> , Leber;	grube?
<i>ll</i> , linker Leberlappen;	

Tafel XVIII.

Fig. 1. Ei nach der Zweiteilung; Lage des Zwischenkörpers außerhalb der Eiachse; die hintere Blastomere soll mit *CD* statt mit *CB* bezeichnet sein.

Fig. 2. Teilung in vier Blastomeren vom animalen Pol gesehen. Polare Knickung der ersten Furche.

Fig. 3. Das vierzellige Stadium vom animalen Pol gesehen. Ausbildung der Polarfurchen.

Fig. 4. Dasselbe Stadium vom vegetativen Pol gesehen. Übergang ins Ruhestadium, Lage des Zwischenkörpers, Ectosomen, *ekt*.

Fig. 5. Übergangsphase zum achtzelligen Stadium. Die Spiraldrehung sehr stark ausgeprägt. Ectosomen am vegetativen Pole.

Fig. 6. Achtzelliges Stadium, animaler Pol.

Fig. 7. Achtzelliges Ausnahms-Stadium, in welchem alle acht Zellen gleichzeitig in Teilung begriffen sind. Vom animalen Pol.

Fig. 8. Dasselbe, seitliche Ansicht.

Fig. 9. 16-zelliges Stadium vom animalen Pol gesehen. Geräumige Furchungshöhle.

Fig. 10. Dasselbe, Seitenansicht. Furchungshöhle.

Fig. 11. Bildung des 24-zelligen Stadiums; animale Hälfte.

Fig. 12. Dasselbe; vegetative Hälfte.

Fig. 13. 24-zelliges Stadium unmittelbar nach der Teilung von acht Zellen; vegetative Hälfte.

Fig. 14. 24-zelliges Ruhestadium; animale Hälfte. Erste Andeutung der Kreuzfigur.

Fig. 15. Dasselbe; vegetative Hälfte. An der Polarfurche die vier charakteristischen Körnchengruppen »Ectosomen«. Die Figur etwas zu stark nach rechts verdreht.

Fig. 16. 29-zelliges Stadium; animale Hälfte. Die Zellen  $2a^2-2d^2$  in Teilung.

Fig. 17. Dasselbe; vegetative Hälfte. Die hintere Makromere  $3D$  geteilt.

Fig. 18. 33-zelliges Stadium; animale Hälfte. Das erste Quartett in Teilung begriffen.

Fig. 19. Dasselbe; vegetative Hälfte. Der rechte (in der Figur der linke) Protoblast des sekundären Mesoderms geteilt.

#### Tafel XIX.

Fig. 20. 37-zelliges Stadium. Vegetative Hälfte; das dritte Quartett in erster Teilung begriffen.

Fig. 21. 40-zelliges Stadium; animale Hälfte. Verspätete Teilung von  $1d^1$ .

Fig. 22. Dasselbe; vegetative Hälfte. Das dritte Quartett geteilt. An beiden Hälften tritt die radiäre Anordnung deutlich hervor.

Fig. 23. Übergang zum 44-zelligen Stadium. Vegetative Hälfte. Bildung des vierten Quartettes.

Fig. 24. 44-zelliges Stadium; animale Hälfte. Die vorderen Trochoblasten ( $1a^2, 1b^2$ ) in Teilung begriffen.

Fig. 25. Dasselbe; vegetative Hälfte. Symmetrische Anordnung der Makromeren zur Polarrosette.

Fig. 26. 49-zelliges Stadium; animale Hälfte. Teilungen von  $2a^{1.2}-2d^{1.2}$ .

Fig. 27. Dasselbe; vegetative Hälfte. Bilaterale Teilung des Urmesoderms.

Fig. 28. 52-zelliges Stadium; animale Hälfte. Teilung von  $2d^{2.1}$ .

Fig. 29. Dasselbe; vegetative Hälfte. Bilaterale Teilung von  $3a^2, 3b^2, 3c^1$  und  $3d^1$ .

Fig. 30. 57-zelliges Stadium; animale Hälfte. Teilungen im ersten und zweiten Quartett.

Fig. 31. Dasselbe; vegetative Hälfte. Erste Teilung des vierten Quartettes.

Fig. 32. 64-zelliges Stadium; animale Hälfte. Bildung der äußeren Medianzellen des Kreuzes in  $1a^{12}-1c^{12}$ .

Fig. 33. Dasselbe; vegetative Hälfte. Das vierte Quartett bilateral geteilt.

Fig. 34. Vegetative Hälfte eines etwas älteren Stadiums. Lage der Teilungsspindeln in den beiden Urmesodermzellen vor der Erzeugung des ersten Mikromerenpaares.

Fig. 35. 73-zelliges Stadium; animale Hälfte. Teilung von  $3a^1$  und  $3b^1, 3c^{1.1}$  (Immersion).



Fig. 36. Dasselbe; vegetative Hälfte. Inäquale Teilung der vier Zellen des sekundären Mesoderms, sowie der Zellen  $3c^{1.1}$  und  $3d^{1.2}$ ; Erzeugung von Mikromeren im dritten Quartett. Immersion.

### Tafel XX.

Fig. 37. 78zelliges Stadium; animale Hälfte. Teilung von  $1d^2$  und  $3d^{1.1}$ .

Fig. 38. Dasselbe; vegetative Hälfte. Das sekundäre Mesoderm in zweiter Teilung begriffen. Zweite Teilung des vierten Quartetts.

Fig. 39. 82zelliges Stadium; animale Hälfte. 16zellige regelmäßige Kreuzfigur.

Fig. 40. Dasselbe; vegetative Hälfte. Teilungen in den beiden hinteren Quadranten des dritten Quartetts, im vierten Quartett und von  $2b^{2.2}$  und  $2c^{1.2.2}$ . Quere Lage der Spindel in  $4b^2$ .

Fig. 41. 92zelliges Stadium; animale Hälfte. Teilung der Basalzellen des Kreuzes  $1a^{1.2.1}$  und  $1c^{1.2.1}$  und von  $2d^{1.2.2}$ .

Fig. 42. Dasselbe; vegetative Hälfte. Dritte Teilung von  $4d(M)$ , Teilung von  $2a^{2.2}$ ,  $2c^{2.2}$ , ferner frühzeitige Teilung der Makromere  $4B$ .

Fig. 43. 97zelliges Stadium. Animale Hälfte. Teilung der Basalzelle  $1b^{1.2.1}$ , der Apicalzellen, ferner der Zellen  $2d^{1.2.1}$ ,  $2d^{1.2.2}$  und  $2c^{2.1.2}$ .

Fig. 44. Dasselbe, vegetative Hälfte. Entodermplatte 16gliedrig, dreieckig; das Urmesoderm in dritter Teilung begriffen.

Fig. 45. 106zelliges Stadium, animale Hälfte. Wichtige Teilungen im zweiten Quartett und in den Apicalzellen. Arm  $d$  der Kreuzfigur verschoben.

Fig. 46. Dasselbe; vegetative Hälfte. Teilungen im sekundären Mesoderm. Abschnürung des fünften Quartetts soeben vollendet. Teilung von  $2d^{2.2}$ .

Fig. 47. 116zelliges Stadium; animale Hälfte. Teilung der Apicalzelle  $1c^{1.1}$ , ferner Teilungen im zweiten und dritten Quartett der Quadranten  $c$  und  $d$ .

Fig. 48a. Dasselbe; vegetative Hälfte.

Fig. 48b. Anordnung der sechs Zellen des primären Mesoderms desselben Stadiums.

Fig. 49. 123zelliges Stadium in Ruhe. Animale Hälfte. Beginnende Einsenkung am animalen Pol.

Fig. 50. Dasselbe; vegetative Hälfte. Die regelmäßige Entodermplatte schildförmig gewölbt, ihr hinterer Rand erhoben.

### Tafel XXI.

Fig. 51. Optischer Querschnitt durch ein 125zelliges Stadium, um die Lage des primären und sekundären Mesoderms zu zeigen. Die vier Makromeren des ersteren in vierter Teilung begriffen. Zwischen den Zellen des sekundären Mesoderms treten radiale Spalten auf.

Fig. 52. 134zelliges Stadium; animale Hälfte. Beginn der Längsteilung der Kreuzarme von den Basalzellen aus. Einsinken der Apicalrosette. Das Kreuz zählt 25 Zellen. An der Peripherie Teilungen im zweiten und dritten Quartett.

Fig. 53. Dasselbe; vegetative Hälfte. In der Entodermplatte dritte Teilung der Zellen des vierten Quartetts; Teilung der Makromeren ( $3a^{2.1.1.1}$  und  $3a^{2.2.1.1}$ ) des sekundären Mesoderms.

Fig. 54. Dasselbe; optischer Querschnitt, mit Teilungen in den beiden Mesodermanlagen.

Fig. 55. Paramedianer Längsschnitt durch ein etwa 143zelliges Stadium, Signifizierung nur annäherungsweise. Immersion.

Fig. 56. Ungefähr 150zelliges Stadium. Animale Hälfte. Das in der Mitte bereits merklich verbreiterte Kreuz zählt 27 Zellen. (Immersion.)

Fig. 57. Dasselbe; vegetative Hälfte. Die Entodermplatte zählt 21 Zellen. Teilungen in den vorderen Quadranten des dritten Quartetts, die Zellen  $3c^2$  und  $3d^2$  geteilt. Teilungen in der Peripherie.

Fig. 58. Optischer Querschnitt durch einen Keim beinahe desselben Alters. Gruppierung der acht Zellen des sekundären Mesoderms. (Vom vegetativen Pol aus gesehen.)

Fig. 59. Ungefähr 180zelliges Stadium. Animale Hälfte. Das Kreuz zählt 31 Zellen, die apicale Einsenkung ist größer geworden. Teilung von  $1b^{1.2.2}$  vollzogen. Starke Ausbildung und Vorwölbung der Trochoblasten (Immersion).

Fig. 60. Vegetative Hälfte eines ungefähr gleichalterigen Stadiums mit 32zelligem animale Kreuz. Wichtige Querteilungen im zweiten Quartett von  $2b^{1.2.2}$  und  $2b^{2.1.2}$ ,  $2b^{2.2.2}$ ,  $2a^{2.2.1}$  und  $2c^{2.2.1}$  und von  $4D$ !

Fig. 61. Ein andres gleichalteriges Stadium. Animale Hälfte. Auffallend starke Einsenkung des 31zelligen Kreuzes. Der Arm  $D$  durch Einsenkung deformiert (Immersion).

#### Tafel XXII.

Fig. 62. Dasselbe Stadium wie in Fig. 61. Vegetative Hälfte. Die Entodermplatte zählt 32 Zellen. Sekundäres Mesoderm noch nicht ganz in das Innere eingesunken. Teilung von  $2a^{2.2.1}$  und  $2c^{2.2.1}$ . Immersion.

Fig. 63. Ungefähr 182zelliges Stadium. Animale Hälfte. Das Kreuz zählt 34 Zellen. Teilungen in den Intermedianzellen im vorderen Kreuzarme und in den hinteren Quadranten des dritten Quartetts (Immersion).

Fig. 64. Dasselbe; vegetative Hälfte unmittelbar vor der Einsenkung des Entoderms. Die Entodermplatte zählt 32 Zellen. Der Keim asymmetrisch nach rechts verschoben. Teilung von  $3d^{2.1}$  und  $5c$  (Immersion).

Fig. 65. Vegetative Hälfte eines Stadiums von ähnlichem Alter (die Gesamtzahl der Zellen im Keime beträgt indessen nur etwa 170 Zellen, das animale Kreuz zählt 38 Zellen). Die Entodermplatte zählt 34 Zellen. Erzeugung des sechsten Quartetts in  $5A$  und  $5B$ . Teilungen der Randzellen im zweiten Quartett. Teile des sekundären Mesoderms sind noch oberflächlich sichtbar (Immersion).

Fig. 66. Die Mesodermanlagen aus einem Keime mit 31zelligem Kreuze. Beginnende Verdoppelung der Zellenzahl des sekundären Mesoderms von (8—16). Differenzierung der Nephroblasten (*neph*)  $M^{1.1}$  und  $M^{2.1}$ .

Fig. 67. Vegetative Hälfte; das Kreuz zählt 40 Zellen, die Entodermplatte 38, Gesamtzahl 220 Zellen. Sehr regelmäßige Figur, um die Gruppierung der Rand- und Eckzellen der einsinkenden Entodermplatte zu zeigen. Teilung der Velarzellen  $2b^{2.1.1}$  und  $2b^{1.2.1}$ . Immersion.

Fig. 68. Animale Hälfte eines Keimes mit 38zelligem Kreuze. Selten beobachtete Teilung der Tipzelle  $2b^{1.1}$ . Weitere Aufteilung des Kreuzes. Teilung von  $2c^{1.2.1.1}$ . Verschiebung der ganzen Kreuzfigur nach vorn (Immersion).

Fig. 69. Dasselbe; Vegetative Hälfte. Entodermplatte zählt 34 Zellen. Teilung von  $2b^{1.2.1}$ ,  $2b^{1.1}$ , anormale dritte Teilung von  $3d^{2.1.1}$ . Teilung im zweiten Quartett. Die Entodermplatte in der Gegend der Makromeren und des fünften Quartetts tief eingestülpt. Die Makromere  $4D$  geteilt.

## Tafel XXIII.

Fig. 70. Gastrulationsprozeß weiter vorgeschritten als in Fig. 69. Die Entodermplatte tief eingesunken, teilweise Einstülpung der ectodermalen Blastoporuslippen (Immersion).

Fig. 71. Vegetative Hälfte eines Gastrulastadiums mit beginnendem Verschuß der Blastoporuslippen. Teilung der Mikromeren des sekundären Mesoderms  $3b^{2.1.2}$  und  $3a^{1.2.2}$ .

Fig. 72. Ein versilberter Keim mit 34zelligem Kreuze. Animale Hälfte. Starke Verbreiterung der hinteren Trochoblasten samt dem Arme *D*. Das Kreuz gewinnt eine ankerförmige Gestalt infolge der Verschiebung nach vorn.

Fig. 73. Ein Teil der animalen Hälfte eines Keimes mit 53zelligem Kreuze. Weitere Aufteilung der Basalzellen in seitlichen Armen des Kreuzes. Die Basalzelle des Armes *b* noch immer ungeteilt. Die Apicalzellen merklich vergrößert. Das Kreuz beginnt sich in zwei seitliche Zellgruppen zu zerteilen (Immersion).

Fig. 74. Animale Hälfte eines Keimes mit 71zelligem Kreuze und weit offenem Gastrulamunde. Das Kreuz in zwei polsterartige Zellgruppen (die künftigen Scheitelplatten) aufgelöst. Der Arm *D* und die Apicalzellen werden durchsichtig und flach. Die äußeren Medianzellen des Vorderarmes  $1b^{1.2.2.1}$  und  $1b^{1.2.2.2}$  geteilt; der Vorderarm vierzeilig. Die transversalen Arme sind wegen der starken Zellvermehrung nicht mehr bestimmbar (Immersion).

Fig. 75. Vegetative Hälfte eines späten Gastrulastadiums. Der Urmund stark verengt, weit nach vorn gerückt. Die seitlichen Zellengruppen der Quadranten *a* und *c* treten polsterförmig hervor.

Fig. 76. Animale Hälfte eines Keimes mit 45zelligem Kreuze. Auffallende Verbreiterung des vorderen Armes; Teilung von  $1b^{1.2.1.2.1.1}$  und  $1b^{1.2.1.2.2.1}$  (Immersion).

Fig. 77. Stadium mit hoher Kopfblase, scharf abgegrenzten Scheitelplatten und sehr stark verengtem Blastoporus. Schicksale der Apicalzellen. Silberpräparat (Immersion).

Fig. 78. Ein etwas jüngeres Stadium. Kopfblase von oben gesehen, um das Verhalten der beiden seitlichen und der hinteren Tipzellen zu zeigen. Silberpräparat.

Fig. 79 *a*. Seitenansicht eines Embryos mit angelegter Schalendrüse und Radulatasche. Zusammensetzung des Velums.

Fig. 79 *b*. Idem von der Bauchseite, um das Velum, die durchsichtige Scheidewand zwischen den Scheitelplatten, sowie die aus hellen Zellen gebildete Furche zwischen den beiderseitigen Fußhöckern zu zeigen. Beide Figuren nach einem Silberpräparate.

Fig. 80. Zusammensetzung des Velums einer älteren Larve mit begonnener Torsion. Rechte Seite.

Fig. 81. Optischer Längsschnitt durch ein Gastrulastadium. Blastoporus stark verengt, aber noch immer offen; lange Fortsätze der Entodermzellen gegen das Ectoderm. Teilung von  $M^{2.2}$  und  $m^1=e$ , letztere soll mit der kleineren, geteilten Zelle verbunden werden.

## Tafel XXIV.

Fig. 82. Mesoderm bei Beginn der Gastrulation. Erzeugung des siebenten Mikromerenpaares, das dritte ( $m_3$ ) in Teilung begriffen (Immersion).

Fig. 83. Mesoderm eines etwas jüngeren Stadiums, die medianen Makro-

meren haben erst die Furchungsspindeln ausgebildet, Mikromere  $m_3$  noch ungeteilt, der ganze Embryo asymmetrisch, nach links verschoben (Immersion).

Fig. 84. Mesoderm einer Gastrula mit ziemlich hoher Kopfblase. Die medianen Makromeren sind seitwärts auseinandergewichen. Erste Teilung der medianen Mikromeren  $m_1$  (Immersion).

Fig. 85 a. Mesoderm eines jüngeren Stadiums;  $M_{1,2+..}$  und  $M_{2,2+..}$  stoßen noch in der Mittellinie zusammen; die vorderen Nephroblasten  $N^2$  erzeugen das achte Mikromerenpaar ( $m_8$ ) (Immersion).

Fig. 85 b. Die rechte Urnierenanlage eines andern Embryos, die Mikromere  $m_8$  wird nach innen abgegeben. Das sekundäre Mesoderm umgibt den vorderen Nephroblasten (Immersion).

Fig. 86. Horizontalschnitt durch ein Gastrulastadium. Beide Mikromeren  $m_1 m_1$  in Teilung, Anlage des Enddarmes. Vorn die eingestülpten Mikromeren  $mi$  des dritten Quartetts.

Fig. 87. Optischer Sagittalschnitt einer Gastrula. Die Anlage der rechten Urniere, die von sekundären Mesodermzellen und Mikromeren des primären Mesoderms ganz umhüllt ist,  $N_2$  in Teilung.

Fig. 88. Urniere in ihrer vollendeten Ausbildung. Die Wimperzelle mit äußeren Cilien. Urierenkanal knieförmig.

Fig. 89 a. Urniere aus fünf Zellen zusammengesetzt; mittleres Stadium.

Fig. 89 b. Ein Stück der Urniere eines älteren Stadiums, der Urierenkanal dringt in die ausführende Zelle ein.

Fig. 90. Urniere aus vier Zellen zusammengesetzt, kurz vor ihrer endgültigen Konstituierung. Schnitt aus einem Veliger-Stadium.

Fig. 91. Sagittalschnitt eines Gastrulastadiums. Beginnende Differenzierung der Entodermzellen; die Mikromeren  $m_1 m_1$  geteilt, Verhältnis der eingestülpten Mikromeren  $mi$  zum Archenteron.

Fig. 92 a. Larve mit hoher Kopfblase, mit Velum, mit der Anlage der Schalendrüse, des Stomodäums, des Fußes und Enddarmes.

Fig. 92 b. Idem. Optischer Sagittalschnitt.

Fig. 92 c. Idem. Hintere Archenteronwand mit der Darmplatte und Anlage des Enddarmes. Bildung der hinteren Urmesodermstreifen aus  $M^{12} + ..$ ,  $M^{22} + ..$

### Tafel XXV.

Fig. 93 a. Embryo mit erster Anlage der Schalendrüse. Querschnitt durch den Oesophagus, an dessen Einmündungstelle in den Mitteldarm.

Fig. 93 b. Vierter Schnitt derselben Serie (Immersion). Darmplatte rechts stärker ausgebildet als links, ventralwärts vertieft und mit der Anlage des Enddarmes verlötet.

Fig. 93 c. Der nächstfolgende Schnitt; die Anlage des soliden Darmstranges tritt noch deutlicher hervor, derselbe ist beiderseits von den Eiweißzellen umfaßt, proximalwärts mit der Darmplatte, distalwärts mit der Analzelle verbunden.

Fig. 94 a—d. Querschnitte durch ein jüngeres Stadium wie das vorhergehende; a, mittlerer, b—d, drei weitere aufeinanderfolgende Schnitte durch die Ebene des Enddarmes. Die Anlage des letzteren noch sehr plump. Bildung der hinteren Mesodermstreifen.

Fig. 95 a und b. Zwei unmittelbar aufeinanderfolgende Sagittalschnitte einer Trochophora. Einstülpung der Schalendrüse, Ablenkung des Enddarmes nach unten und hinten, die kleinzellige Partie des Mitteldarmes an der Gastralseite

schon mit dem Oesophagus verbunden, an der Dorsalseite nähert sie sich erst demselben.

Fig. 96. Jüngerer Stadium. Rechter paramedianer Schnitt einer Sagittalserie. Die Darmplatte noch schwach ausgebildet, Enddarm nach rechts abgelenkt.

Fig. 97. Querschnitt durch die Ebene des Enddarmes, die Darmhöhle in dorsoventraler Richtung eingedrückt und um die Horizontalachse gedreht. Hintere Mesodermstreifen bilden sich zu Platten um.

Fig. 98a. Embryo mit erster Anlage der paarigen Radulatasche außerhalb der primären Mundhöhle.

Fig. 98b. Frontalschnitt der Radulaanlage und des Stomodäums eines gleichalterigen Stadiums.

Fig. 99. Totalansicht einer jungen Larve mit wohl ausgebildetem Velum, Urniere, Radulatasche, Fuß und mit niedriger Kopfblase.

Fig. 100. Der ganze Darmkanal einer Larve fast desselben Alters von rechts. Der blinde Divertikel des Mitteldarmes im regen Wachstum begriffen.

Fig. 101. Ein Teil einer Larve wie in Fig. 99 von der Bauchseite gesehen, die beiden Streifen des Urmesoderms zu Platten umgebildet, die symmetrisch zu beiden Seiten des Enddarmes (*ed*) liegen. Die Analzellen sichtbar.

Fig. 102. Sagittalschnitt durch den Oesophagus; zeigt die Ausdehnung der kleinzelligen Darmwand.

Fig. 103. Rechter Paramedianschnitt durch ein etwas älteres Stadium, der Enddarm teilweise vom blinden Divertikel des Magens verdeckt.

Fig. 104a. Anlage der definitiven Niere. Der Schnitt geht auf die linke Hälfte des Embryos über.

Fig. 104b. Die Nierenanlage stärker vergrößert, um die charakteristischen Mesodermzellen zu zeigen.

Fig. 105. Sagittalschnitt durch die mesodermale Nierenanlage. Anscheinende Auswanderung der Ectodermzellen (*Immers*.).

#### Tafel XXVI.

Fig. 106. Ältere Larve vom Rücken. Einstülpung der Scheitelplatten über dem Velum, Anlage der Nuchalzellen (*nu*); Oesophagus und Schalendrüse nach rechts abgelenkt, die dünne Rückenhaut aus denselben 13 Zellen zusammengesetzt, welche ursprünglich die Kopfblase bildeten.

Fig. 107. Darmkanal einer etwas älteren Larve in drei Ansichten: *a*, vom Rücken, *b*, von der Bauchseite, *c*, von rechts.

Fig. 108. Darmkanal einer bedeutend älteren Larve im optischen Längsschnitt. Der Enddarm kommuniziert noch nicht mit der Magenhöhle.

Fig. 109. Etwas schiefer Frontalschnitt durch den Oesophagus und den Enddarm eines bedeutend jüngeren Stadiums. Enddarm nach links ausgebogen.

Fig. 110. Ein aus mehreren Schnitten kombiniertes Bild, um die Konfiguration des Darmkanals an diesem Stadium zu veranschaulichen.

Fig. 111. Erwachsener Embryo nach Abnahme der kleineren rechten Hälfte. Urniere und Nuchalzellen in Rückbildung; Enddarm und Niere links, Faltung der Magenwand und Leberdivertikel.

Fig. 112a, b. Zwei anschließende Frontalschnitte, Bauchseite. Nierenanlage durch eine Zellbrücke mit der rechten Platte des Urmesoderms verbunden.

Fig. 113. Schnitt durch den Oesophagus, Radulatasche und Fuß. Anlage der Ganglien und Sinnesorgane, Lage der Nuchalzellen, Wimperzellen, Orientierungsschnitt.

Fig. 114. Einstülpung der Augengrube.

Fig. 115. Aus drei Sagittalschnitten kombiniertes Bild. Lage der drei Hauptganglien.

Fig. 116. Frontalschnitt. Ausgebildetes Stadium. Schließliche Lage der Nuchalzellen.

Fig. 117. Nuchalzellen, *a* beim Beginn der Rückbildung; *b* zu Ende derselben.

Fig. 118. Bildung des Ausführungsganges des Nierensäckchens.

Fig. 119. Embryo beim Beginn der Ausbildung der Atemhöhle.

Fig. 120. Erwachsener Embryo von der linken Seite kurz vor dem Auskriechen. Einsenkung *x* entspricht vielleicht der Riechgrube anderer Formen (FOLS »fossette olfact.«).

### Tafel XXVII.

Alle Figuren beziehen sich auf die »Ectosomen«, welche in tiefblauer Farbe hervorgehoben sind.

Fig. 1. Die Makromere eines Übergangsstadiums von 12—16 Zellen im Asterstadium. Die Ectosomen außerhalb der Sphäre, an der ventralen Zellhälfte.

Fig. 2. Achtezelliges Stadium unmittelbar vor der Teilung der vier Makromeren, vegetative Hälfte. Einer der Kerne bereits in Prophase. Lage der Ectosomen unmittelbar über den Kernen.

Fig. 3. Längsschnitt durch ein achtezelliges Stadium, alle Makromeren haben bereits die Teilungsspindel ausgebildet. Ectosomen liegen im Dotter eingebettet unmittelbar unter der ventralen Oberfläche.

Fig. 4. Ein etwas älteres achtezelliges Stadium, in dem sich bereits alle Makromeren im Asterstadium befinden. Vom vegetativen Pol. Lage und Gestalt der Ectosomen.

Fig. 5. Makromere eines 16zelligen Stadiums. Ectosomen im Umkreis der Sphäre.

Fig. 6. Die vegetative Polarfurche eines 24zelligen Ruhestadiums. Charakteristische Lage und Gestalt der Ectosomen.

Fig. 7. Längsschnitt durch ein 24zelliges Stadium. Die Ectosomen beginnen sich centralwärts längs der Hauptachse zu bewegen.

Fig. 8. Ein Teil eines Längsschnittes vom 24zelligen Stadium. Vegetative Eihälfte. Die Ectosomen ziehen in Form von Körnchenstreifen gegen das Eicentrum.

Fig. 9. Längsschnitt durch ein 24zelliges Stadium. Die Ectosomen nähern sich dem Eicentrum.

Fig. 10. Idem. Die Ectosomen haben bereits die Spitze der kegelförmigen Fortsätze der Makromeren erreicht.

Fig. 11. Idem. Im Sammelpunkte der Fortsätze aller 24 Blastomeren ein stark vacuolisierter Raum. Die Ectosomen beginnen zu verschwinden.

Fig. 12. Idem. Von den Ectosomen nur noch eine undeutliche Spur in einer Makromere. Die centralwärts gerichteten Spitzen der Ectosomen nach Fuchsinfärbung stark gerötet.

# Die Gastrulation bei der Blindschleiche (*Anguis fragilis* L.).

Teil I. Die Gastrulationserscheinungen im Flächenbild.

Von

Dr. med. E. Ballowitz,

ordentlichem Professor und Direktor des anatomischen und zootomischen Instituts  
der Universität Münster i/W.

---

Mit Tafel XXVIII—XXXVII.

---

Die Gastrulationserscheinungen und die ersten Entwicklungsvorgänge am Ei der Reptilien sind des öftern, besonders auch in neuester Zeit, untersucht und in zahlreichen umfangreichen Arbeiten geschildert worden. Dieses auf die Reptilien konzentrierte Interesse der Autoren erklärt sich dadurch, daß die genannte Vertebratenklasse für das Studium der frühen Entwicklungsvorgänge ein geradezu klassisch zu nennendes Objekt liefert. »Der Vorgang der Gastrulation, welcher bei andern Amnioten zusammengezogen, durch Vererbungsgesetze getrübt und rudimentär geworden ist, erscheint hier in eine ganze Reihe wohl charakterisierter Phasen zerlegt, welche in ihrer Reihenfolge und in allen ihren Einzelheiten äußerst klar überblickt werden können<sup>1</sup>.«

Die Kenntnis der Reptiliengastrulation hat daher für das Verständnis des gleichen, aber weniger deutlichen Vorganges bei den Vögeln und Säugetieren wichtige Aufschlüsse gebracht.

Es liegt in der Natur dieser entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, daß nur erst wenige Tierspecies erschöpfend durchgearbeitet sein können, da jahrelang fortgesetztes, mühevollles Sammeln dazu gehört, um ein größeres und vollständiges Embryonenmaterial zu erlangen.

Am bequemsten zu beschaffen sind die Lacerten: trächtige

---

<sup>1</sup> E. BALLOWITZ, Die Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter (*Pelias berus* Merr.). Jena 1903. S. 173 u. 174.

Eidechsen können wohl überall in großer Zahl leicht erhalten werden. Über *Lacerta agilis* und *vivipara* liegt daher aus der Ordnung der Saurier die umfangreichste Literatur vor<sup>1</sup>.

Als ich vor Jahren anfang, mich mit der Reptilienentwicklung zu beschäftigen, war mir schon aufgefallen, daß der in Deutschland doch überall nicht gerade seltene, fußlose, lebendig gebärende Saurier, die Blindschleiche, *Anguis fragilis*, mit Bezug auf die frühen Entwicklungsvorgänge noch gar nicht untersucht war. Ich begann daher schon damals, Eier und Embryonen von *Anguis* in umfangreichem Maße zu sammeln und zu konservieren. Die Tiere wurden mir lebend in mein Greifswalder, im anatomischen Institut befindliches Laboratorium geliefert, so daß die Embryonen in derselben einwandfreien Weise präpariert werden konnten, wie ich es in meinen Abhandlungen über Schlangenentwicklung geschildert habe. Mit den Blindschleichen hatte ich anfangs nicht das gleiche Glück wie mit den Schlangen; es stellte sich heraus, daß Blindschleichen, wohl infolge ihrer zurückgezogenen Lebensweise, schwieriger zu beschaffen waren, als Schlangen und Eidechsen. Indessen gelang es mir schließlich doch, im Laufe der Jahre auch für die frühen Entwicklungsvorgänge der Blindschleiche ein sehr reiches und vollständiges Material zusammenzubringen. Ursprünglich war es meine Absicht, dieses Material seiner Vollständigkeit wegen zu einer monographischen Bearbeitung der Entwicklung von *Anguis* in ähnlicher Weise zu verwerten, wie ich es für die Kreuzotter in Angriff genommen hatte. Da ich aber infolge meiner Berufung nach Münster i/W. durch die Neueinrichtung eines Instituts und durch eine umfangreiche Lehrtätigkeit für die nächste Zeit zur Ausführung dieses Arbeitsplanes wohl nicht die nötige Muße finden werde, habe ich beschlossen, von einer Bearbeitung im Zusammenhang abzusehen und einzelne Kapitel aus der Entwicklung von *Anguis* gesondert abzuhandeln.

Ich beginne mit der Darstellung der Gastrulation und zwar zunächst im Flächenbild; die Darstellung der Entwicklungsvorgänge im Schnittbild wird in einem weiteren Teile folgen. Obwohl ich schon eine größere Zahl von Embryonen in Schnittserien zerlegt habe, mußte ich diese Trennung ausführen, da die bildliche Darstellung für eine Abhandlung in einer Zeitschrift sonst einen zu großen Umfang angenommen hätte. Es lag mir besonders daran,

<sup>1</sup> Vgl. hierüber K. PETER, Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (*Lacerta agilis*). 1904. Es sei hier, auch mit Bezug auf die übrigen Ordnungen der Reptilien, auf die Literaturzusammenstellung von PETER verwiesen.



auch von den Flächenansichten der frühen Embryonalstadien eine größere Anzahl guter Abbildungen zu veröffentlichen. Denn abgesehen davon, daß hierüber bei *Anguis* noch nichts bekannt ist, lieferte mir die Untersuchung meines gerade auch für diese Stadien sehr vollständigen Materials höchst eigenartige und, wie mir scheint, für die Auffassung der Reptiliengastrulation sehr wichtige Resultate, die sich schon im Flächenbilde in charakteristischer Weise ausprägen.

Die Fixierung der Embryonen, welche den frisch durch Chloroform getöteten Muttertieren entnommen wurden, geschah durch Eissublimatlösung, in einigen Fällen auch durch ZENKERSCHE Flüssigkeit. Im übrigen befolgte ich dieselbe Technik wie in meinen Arbeiten über Schlangenenwicklung, auf welche ich hier verweise<sup>1</sup>.

Die Zeichnungen der Tafeln sind alle derart orientiert, daß das Vorderende des Embryo nach oben und sein Hinterende nach unten sieht, während die Längsachsen der Embryonen in den Zeichnungen einander parallel direkt von oben nach unten verlaufen.

Die abgebildeten Embryonen stellen nur eine Auswahl aus meinem Material dar; von den meisten Stadien befanden sich mehrere, den abgebildeten Formen im wesentlichen ähnliche Stücke in meinem Besitze.

Alle Abbildungen sind nach ungefärbten, von den Sublimatniederschlägen durch Jodalkohol befreiten, in Spiritus liegenden Präparaten mit den LEITZschen Präparierlupen bei auffallendem Lichte etwa in 15facher Vergrößerung gezeichnet.

Der Keim war auf den Eiern mit seiner Längsachse meist senkrecht zum längsten Eidurchmesser gestellt.

#### Fig. 1—8 auf Tafel XXVIII.

Als ich diese Stadien, von welchen mir noch einige mehr als die dargestellten zur Verfügung standen, auffand, glaubte ich bei der ersten Besichtigung, es noch mit Befruchtungsstadien zu tun zu haben. Die meist deutliche Randfurchung an der Peripherie der Keimscheiben und das Studium der Serien bewies aber sofort, daß die ersten Anfänge der Gastrulation vorlagen. Eigentümlich ist das Auftreten zahlreicher verschieden großer Vertiefungen, von denen die eine durch Größe, Tiefe und die sichelförmige Archistomkrümmung auffällt; aus ihr gehen Urmund und Urdarm hervor (Fig. 8). Im einzelnen zeigten die Flächenbilder folgendes.

<sup>1</sup> E. BALLOWITZ, Die Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter. Jena 1903. Kapitel IV. Untersuchungsmethoden, Präparation und Konservierung der Keimscheiben und Embryonen. S. 19—24.

## Tafel XXVIII.

Fig. 1.

Weißlicher Keimhof kreisrund,  $5\frac{1}{2}$  mm im Durchmesser. Unregelmäßige flache Eindrücke etwa in der Begrenzung eines Ovals gestellt, am spitzen Pol des Ovals eine halbmondförmig gebogene Vertiefung, deren Ränder ein wenig erhaben sind, besonders nach hinten hin. Oben innerhalb des Ovals selbst eine flache, punktförmige Vertiefung.

Fig. 2.

Keimhof kreisrund. Durch flache Eindrücke wird ein annähernd ovales Feld begrenzt, an dessen spitzem Pol ein aus zwei Schenkeln bestehender, etwa halbmondförmiger, großer Eindruck liegt. Der hinten ein wenig erhabene Rand dieses Eindruckes zeigt zwei flache, schmale, nach hinten hin verlaufende Furchen, durch welche der Rand etwas eingekerbt wird. Vorn begrenzen das Oval vier flache, strichartige Vertiefungen, von denen zwei zusammengefloßen sind.

Fig. 3.

Ähnlich Fig. 2. Keimhof elliptisch, ovales Feld senkrecht zum Längsdurchmesser des Keimhofes gestellt. Die Furchen am hinteren Rand des sichelförmigen Eindruckes noch deutlicher als in Fig. 2. Seitlich und vorn am Oval liegt eine Anzahl flacher, punktartiger, durch Vertiefungen etwas zusammenhängender Eindrücke.

Fig. 4.

Keimhof kreisrund, 5 mm im Durchmesser. An seiner ganzen Peripherie strahlen sehr deutliche, kurze, radiäre Furchen aus. Im Keimhof wieder ein Oval, an dessen hinterem spitzen Pol sich eine breite, flache, sichelförmige Stelle mit etwas hervortretenden Rändern befindet. Vorn und seitlich in der Begrenzung des Ovals zwei längere, unregelmäßige und vier kleine punktförmige Eindrücke. Hintere Begrenzung der Sichelrinne eingekerbt.

Fig. 5.

Keimhof nur undeutlich abgrenzbar, mehr elliptisch. Ovale Feld nur schwach abgegrenzt; in seiner Mitte drei dunkle, an seinem Rande ein paar längliche Vertiefungen. Die hintere halbmondförmige Einsenkung ist bemerkenswert regelmäßig, aus ihrem etwas hervortretenden hinteren Rand schneiden zwei Rinnen ein nach vorn abgerundetes Stück heraus.

Fig. 6.

Keimhof kreisrund, an seinem Rande schwache Furchung. Sehr auffällig ein großer, halbmondförmiger, flacher Eindruck, mit charakteristischer Archistomkrümmung, dessen hinterer Rand durch Einschnitte mehrfach gekerbt erscheint; vorn drei flache Gruben. Die Ränder der Sichelgrube springen etwas vor, sind daher bei auffallendem Licht heller als die Umgebung.

Fig. 7.

Keimhof kreisrund, etwas über 5 mm im Durchmesser; auf der einen Seite, und zwar links von der Sichelgrube, noch eine deutliche Randfurchung zu erkennen. Die Sichelgrube erscheint als halbmondförmiger Eindruck mit hinterer Einkerbung des Randes; vorn vier kleinere rundliche Eindrücke.

Fig. 8.

Die Sichelrinne ist schmal, größtenteils flach und mit charakteristischer, stark gebogener Archistomkrümmung, in ihrer Mitte eine tiefe dreieckige Grube, die Anlage der Urdarmeinsenkung; die beiden vorderen Enden der Sichelrinne verlaufen sich in zwei flachen Gruben. Vorn wird das ovale Feld durch eine gebogene Furche und drei sichelförmige Grübchen begrenzt. Die Gegend um die dreieckige Grube springt etwas vor, erscheint daher bei auffallendem Licht im Flächenbild heller. Hier wie auch in den vorher beschriebenen Präparaten ist im übrigen ein Embryonalschild nicht zu unterscheiden, ein mehr weißlich erscheinendes Feld, welches dem Embryonalschild entsprechen könnte, ist im Flächenbild nicht zu erkennen.

Fig. 9—11 auf Taf. XXIX

schließen sich unmittelbar an Fig. 8 an. Die kleinen Eindrücke des Keimhofes sind verschwunden; nur in Fig. 9 ist noch ein einziger davon übrig geblieben. Die Sichelrinne ist bis auf ihren mittleren Teil schmaler, flacher und dadurch undeutlicher geworden; ihr mittlerer Teil dagegen bildet sich durch Vertiefung zum Urdarm aus.

### Tafel XXIX.

Fig. 9.

Keimhof elliptisch, Embryonalschild nicht abgrenzbar. Archistomrinne sehr groß, fast halbkreisförmig, schmal und flach. Der mittlere,

hintere Abschnitt der Rinne erscheint etwas breiter und tiefer. Davor im Bereiche des etwas vorspringenden Vorderrandes der Rinne ein flacher grübchenartiger Eindruck.

Fig. 10.

Archistomrinne V-förmig, ihr hinterer Winkel abgerundet und vertieft. Schenkel des V lang. Die etwas vorspringende Hinterlippe besitzt drei sehr feine, spaltförmige Einschnitte, welche ebensoviele kleine, nach vorn abgerundete Höckerchen entstehen lassen.

Fig. 11.

Schild nicht abgrenzbar. Die langschenklige Archistomrinne nach hinten abgerundet; ihr hinterer, mittlerer Teil ist zu einer breiten, queren, fast dreieckigen, flachen Grube vertieft. Die vorderen Enden der Archistomrinne verlieren sich allmählich. Der knapp 5 mm im Durchmesser messende Keimhof saß am Ende des Eies und war, wie fast immer, mit seiner Längsachse senkrecht zum Längendurchmesser des Eies gestellt.

Die folgenden Abbildungen von

Fig. 12 auf Taf. XXIX bis Fig. 39 auf Taf. XXXIII

führen eine Anzahl von Flächenbildern vor, in welchen der Urdarm angelegt und mehr oder weniger weit zur Ausbildung gelangt ist. Ein großer Teil der Blastoporusspalte zeigt Archistomkrümmung, ein anderer Teil Prostomkrümmung, viele erscheinen unter dem Bilde eines einfachen Querspaltcs. Die Ausbildung des Urdarmes ist im Flächenbild nicht festzustellen, falls nicht die untere Perforationsöffnung schon entstanden und deutlich sichtbar ist. Besonders hingewiesen sei auf die oft zur Beobachtung kommenden Einkerbungen und feinen Furchen im Bereich der nicht selten auch seitlich deutlicher abgesetzten Hinterlippe. Die Furchen der Hinterlippe können in der Mittellinie des Embryo liegen und sich nach hinten hin gabeln, oder sie sind paarig, selten etwas unregelmäßig. Auch die Vorderlippe kann eine mediane, sehr flache Furchen erhalten. Der Embryonal-schild wird in diesen Stadien deutlich erkennbar und liegt als weißliche ovale Stelle in einem durchsichtigen, dunklen, ihn umgebenden Felde.

Fig. 12.

Im Keimhof ist nur ein ganz flacher, kaum sichtbarer Eindruck mit Archistomkrümmung vorhanden; Schild nicht deutlich. Die Nachbarschaft des Sicheleindrucks ein wenig weißlich.

Fig. 13.

Embryonalschild zu erkennen, aber nicht deutlich abgrenzbar. Die kleine Archistomrinne erscheint als ein flacher, schmaler Eindruck mit geringer Vertiefung seiner Mitte. Die Umgebung der Rinne tritt schon deutlich als weiße Stelle (Urmundplatte) hervor.

Fig. 14.

Schild schwach abgegrenzt, Urmund mit Archistomkrümmung, einen schmalen, gebogenen Spalt darstellend.

Fig. 14a.

Unterseite des Embryo der Fig. 14. Der Embryonalschild erscheint an der Unterseite des vom Dotter abgelösten Keimes als ovale, weißliche Stelle und zwar deutlicher als bei der Untersuchung von oben. Die Urmundplatte ragt als weißer, ein wenig länglicher Höcker vor. Der vordere Rand des Höckers geradlinig. Unmittelbar dahinter sieht man in einen schmalen, dunklen Spalt, die Perforationsöffnung des Urdarmes. Die übrigen Ränder der Urmundplatte abgerundet. Seitlich, vorn und hinter der Urmundplatte der Mesoblast noch in geringer Ausdehnung. Vor der Perforationsöffnung ein medianer, weißlicher Streifen.

Fig. 15.

Der längliche Keimhof dieses Embryo war entschieden kleiner als bei den andern etwa gleichalterigen Stücken und war mit seinem längsten Durchmesser parallel zur längsten Eiachse gestellt. Schild fast kreisrund, senkrecht zur Eiachse gelagert. Urmund ein tiefer, dunkler Querspalt, dessen Enden sich seitlich abflachen und nach vorn etwas umbiegen, Vorder- und Hinterlippe springen als weißliche, schon mit bloßem Auge sichtbare Wülste etwas aus der Fläche vor. Die Urmundspalte ist so lang, daß sie schon makroskopisch gesehen werden konnte.

Fig. 16.

Ähnlich der vorigen Figur. Der Urmund ist ein langer, in die Tiefe führender Querspalt, dessen Enden archistomartig unter Abflachung nach vorn gehen, rechts gleichzeitig unter Verbreiterung. Schild nicht abgrenzbar. Das einzige, was im Flächenbild auffällt, ist, außer der Urmundspalte, die weißliche, etwas vorragende Vorderlippe.

**Tafel XXX.**

Fig. 17.

Keimhof länglich, im längsten Durchmesser 6 mm. Urmund sehr groß, fast halbkreisförmig gebogen, von etwa  $\frac{3}{4}$  mm Länge, mit ausgesprochener Archistomkrümmung. Sein mittlerer Teil ist spaltartig vertieft, seine seitlichen Enden verflachen sich allmählich. Die Hinterlippe ragt fast so wie die Vorderlippe aus der Fläche hervor und erscheint als weißliche, den Urmund hinten begrenzende Sichel. An ihr fällt ein tiefer medianer, mit dem Urmund zusammenhängender Einschnitt auf, welcher sie in zwei gleiche Hälften teilt. Der Embryonalschild ist nicht deutlich abzugrenzen.

Fig. 18.

Schild nicht abgrenzbar. Urmund ein langer Querspalt, Hinterlippe durch einen schmalen, kurzen, medianen Einschnitt geteilt. Der mittlere Abschnitt des Urmunds ist ein tiefer Spalt. Seitlich verflacht und verbreitert sich der Urmund zu einer Rinne, welche die vorspringende weißliche Vorderlippe seitlich nach vorn hin umgibt.

Fig. 19.

Der Embryonalschild ist nicht deutlich abzugrenzen; die Vorderlippe springt stark vor, die Hinterlippe tritt dagegen zurück. Der Urmund stellt in seinem mittleren Teil eine tiefe Spalte dar, welche in ihrem medianen Abschnitt nach vorn ausgeschweift ist. Durch diese Ausschweifung wird auch die Vorderlippe in zwei Teile geteilt; außerdem verläuft auf ihr noch eine flache, schmale, mediane Furche vom Urmund nach vorn und verliert sich hier in einer flachen Grube, welche sich nach vorn viereckig verbreitert. Die seitlichen Enden des relativ großen Urmunds verflachen sich zu breiten Rinnen, welche in einer weit nach vorn reichenden, sich hier verlierenden Archistomkrümmung verlaufen.

Auf der Unterseite dieses Embryo erschien die Urmundplatte noch flach und zeigte vorn einen schmalen, verbogenen, quer gestellten Perforationsspalt.

Diese Keimanlage war auf dem Ei ausnahmsweise nicht senkrecht, sondern schräg zur Eiachse gestellt.

Fig. 20.

Der sehr kleine Urmund ist eine quergestellte, kleine Grube, deren Enden in eine stark gebogene Archistomrinne übergehen. Die

Hinterlippe besitzt zwei feinste, aber sehr deutliche, spaltartige, nach hinten hin etwas divergierende Furchen, welche in geringer Entfernung von der Medianlinie verlaufen und den mittleren Teil der Hinterlippe keilartig herauschneiden.

Fig. 21.

Keimhof kreisrund, nur 5 mm im Durchmesser, Schild nicht abgegrenzt. Nur die kleine Vorderlippe ist weißlich und etwas erhaben; ihr mittlerer Teil springt ein wenig nach hinten hin vor. Urmund klein, quer gestellt, vertieft; von seinen Enden gehen seichte Archistomfurchen nach vorn und umgeben seitlich die Vorderlippe. In der Hinterlippe verläuft eine mediane, schmale, feine, tiefe Furche, welche sich nach hinten hin gabelt. Die Gabeläste sind etwas ungleich und fassen ein kleines, dreieckiges Substanzstück zwischen sich.

Fig. 22.

Urmund schmal, klein, quer; von seinen Enden gehen flache, gebogene Rinnen nach vorn, so daß die Vorderlippe etwas vorspringt. Die (in der Zeichnung) linke Rinne verliert sich in einer kleinen Grube. Die Hinterlippe zeigt zwei feine parallele, nicht ganz gerade, vom Urmund aus nach hinten hin verlaufende, spaltartige Furchen, welche ein schmales Stück aus der Hinterlippe herauschneiden. Die eine Furche verläuft in der Medianlinie, die andre rechts direkt daneben. Außerdem tritt der linke Rand der Hinterlippe, der sich bei andern Embryonen allmählich abflacht, absatzartig, wie abgeschnitten, hervor. Embryonalschild nicht deutlich.

Fig. 23.

Urmund klein mit deutlicher Archistomkrümmung, sein mittlerer Teil vertieft; seine Enden gehen in flache Rinnen aus, welche die weißliche Vorderlippe seitlich umgeben. In der Hinterlippe zwei seitliche schmale, lineare Furchen, welche nach hinten hin auffällig divergieren und den ganzen mittleren Teil der Hinterlippe keilartig herauschneiden.

Fig. 24.

Der Keimhof dieses Embryo war nur klein, kreisrund, wenig über 4 mm im Durchmesser. Urmund groß, gerade, quer gestellt. Vorder- und Hinterlippe gleichmäßig vorspringend. Die Enden des Urmundes verbreitern sich lateralwärts und flachen sich hier neben den beiden Lippen ab. Dadurch treten die beiden Lippen deutlich

begrenzt hervor, besonders ihre Seitenränder erscheinen scharf begrenzt, wie abgeschnitten. In der Medianlinie der Hinterlippe ist eine sehr feine, tiefe, lineare Furche zu erkennen, welche sich nach hinten hin gabelt; die Gabeläste fassen ein kleines, dreieckiges Stück zwischen sich.

### Tafel XXXI.

Fig. 25.

Embryonalschild nicht deutlich abgegrenzt. Langer, gerader, quer-gestellter Urmund. Beide Lippen springen vor. Die Hinterlippe mit einer medianen und zwei seitlichen, nach hinten gerichteten, linearen, tiefen Furchen. Die Urmundspalte verliert sich auf jeder Seite in einer flachen Verbreiterung, welche nach vorn hin bogenförmig um die Vorderlippe verläuft und noch an die ursprüngliche Archistomkrümmung erinnert.

Fig. 26.

Schild nicht deutlich zu unterscheiden. Beide Lippen springen vor. Urmund eine Querspalte mit medianer, nach hinten gerichteter Ausbiegung, letztere bedingt durch einen Vorsprung der Vorderlippe und einen abgerundeten Ausschnitt der Hinterlippe. Die Hinterlippe mit drei linearen Einkerbungen, von denen die mediane die längste ist. Dadurch erscheint die Hinterlippe unregelmäßig zerschnitten. Die beiden Seitenteile der Hinterlippe sind zu abgerundeten Höckern geworden. Die Urmundspalte verbreitert und verflacht sich an ihren beiden Seiten und läuft jederseits in eine flache Grube aus, welche die Vorderlippe fächerartig umgibt.

Fig. 27.

Embryonalschild teilweise deutlich, Urmund ein kleiner V-förmiger Spalt. Die Vorderlippe springt mit medianem Winkel nach hinten leicht vor. Die Hinterlippe ist dementsprechend ausgeschnitten. Neben der Medianlinie verlaufen in der Hinterlippe zwei kurze, sehr zarte, lineare Spalten, welche den medianen Teil der Hinterlippe als schmales, zungenförmiges Stück zwischen sich fassen.

Fig. 27a.

Unterseite des vorigen Embryo. Hinten und seitlich ist am Rande des Keimhofes noch Entoderm und Dotter erhalten. Perforationsstelle des Urdarmes als langer, querer, schmaler Spalt sehr deutlich; er nimmt den ganzen vorderen Rand des Urmundhöckers ein. Der letztere bildet einen glatten, abgerundeten Vorsprung, welcher seitlich



von der Perforationsstelle nach vorn in Form zweier Höcker vorspringt. Die Wand der Perforationsöffnung erscheint unregelmäßig gezackt.

Fig. 28.

Keimhof kreisrund, sein Durchmesser beträgt  $6\frac{1}{2}$  mm. Urmund ein kleiner, in die Tiefe führender, schmaler Spalt mit ausgesprochener Prostomkrümmung.

Fig. 28 a.

Unterseite des vorigen Embryo. Urmundhöcker glatt, stark vorspringend, in sagittaler Richtung ein wenig verlängert. Fast sein ganzer vorderer Rand wird eingenommen von der Perforationsöffnung des Urdarmes, welche als schmale, dunkle, quer gestellte Spalte vor dem Höcker sichtbar wird. Seitlich davon ragen höckerartige Wülste hervor, welche eine flache, breite Rinne begrenzen.

Fig. 29.

Urmund ein querer kleiner, schmaler Spalt, dessen Vorder- und Hinterlippe in gleicher Weise ein wenig vorragen. Schild abgrenzbar, schnürt sich ein wenig von der hellen Umgebung des Urmunds ab. Der letztere führt direkt in die Tiefe.

Fig. 30.

Keimhof relativ groß, kreisrund, 7 mm im Durchmesser, Schild abgrenzbar, Urmund eine sehr kleine Einsenkung mit, trotz der Kleinheit deutlicher Prostomkrümmung; in dem Lumen des Urmunds eine kleine, weiße, pfropfartige Masse.

#### Tafel XXXII.

Fig. 31.

Keimhof anscheinend mit zwei selbständigen Blastopori. Beide Blastopori ziemlich gleich groß, mit derselben gleichgerichteten Archistomkrümmung. Vorderlippe bei beiden etwas vorspringend, halbmondförmig nach hinten gerichtet. In der Hinterlippe des linken Blastoporus findet sich ein langer, gebogener, extramedian gelegener, linearer Spalt, welcher mit dem Urmund zusammenhängt. Schildbildungen sind nicht unterscheidbar.

Fig. 32.

Sehr merkwürdige Embryonalbildung, wovon nur dies eine Exemplar gefunden wurde. Embryonalschild durch ein dunkles Feld vorn

und seitlich abgegrenzt. Urmund ein kleiner Querspalt mit nach hinten hin leicht vorspringender Vorderlippe. Die Hinterlippe wird geteilt durch eine breite, mediane, mit dem Urmund zusammenhängende Furche, welche sehr weit nach hinten geradlinig gegen den Keimhofrand hinläuft. Hier verliert sie sich. Der Keimhofrand zeigt an dieser Stelle einen deutlichen Einschnitt, welcher gegen die Furche hin gerichtet ist und in dieselbe überzugehen scheint. Rechts und links davon ist der Keimhofrand sehr deutlich und verläuft in ununterbrochener Kreislinie weiter. Die Seitenränder der Furche ragen in ihrem vorderen Bereiche etwas wulstartig vor. Im rechten Keimhofrand ein Einriß.

Fig. 33.

Urmund ein kleiner Querspalt, in welchen von vorn her die Vorderlippe mit einem abgerundeten medianen Vorsprung hineinragt. Die Hinterlippe ist abgeflacht und wird in ihrem medianen Teil von einer breiten, mit dem Urmund zusammenhängenden Furche durchzogen. Die letztere ist nach hinten von zwei abgerundeten, höckerartigen Vorsprüngen begrenzt. Schild und ganze Embryonalanlage werden durch ein dunkles, ringförmiges Feld abgegrenzt, welches wiederum von einer unregelmäßigen, helleren Zone umgeben ist.

Fig. 33 a.

Unterseite des vorigen Embryo. Urmundhöcker in sagittaler Richtung verlängert, als glatte Erhebung deutlich vorspringend. An seinem vorderen Rande der gerade, quergestellte, schmale Perforationspalt des Urdarmes sichtbar. Rings in der Begrenzung der Keimanlage sind Entoblast und Dotter erhalten. Der Urmundhöcker erscheint durch den geradlinigen Perforationsspalt vorn der Quere nach wie abgeschnitten.

Fig. 34.

Embryo von der Umgebung deutlich abgegrenzt, von leicht birnförmigem Umriß. Der hintere Mesoblast als schmale, zungenförmige Partie hinter dem Urmund unterscheidbar. Urmund klein, quer gestellt, verliert sich seitlich in flache Furchen, welche nach vorn die Vorderlippe umgeben. Hinterlippe durch eine kurze, relativ breite, tiefe Spalte, welche mit dem Urmund zusammenhängt, in zwei seitliche, höckerartige Abschnitte zerlegt. Die Form des Urmunds erscheint dadurch fast T-förmig.

Fig. 35.

Keimhof kreisrund,  $5\frac{1}{2}$  mm im Durchmesser.

Der Embryonalschild ist deutlich von der Umgebung unterscheidbar, fast oval, im längsten Durchmesser etwa  $1\frac{1}{2}$  mm lang.

Urmund klein, quer gestellt. Die Vorderlippe springt in der Mittellinie ein wenig vor. Diesem Vorsprung entspricht eine kleine mediane Einkerbung der Hinterlippe. Dadurch wird die Urmundspalte in zwei etwas gebogene Schenkel zerlegt, ähnlich einem ganz flachen V.

Fig. 36.

Der Embryonalschild läßt sich seitlich gut abgrenzen, weniger vorn. Urmund ähnlich dem der Fig. 35, nur ein wenig größer. Mediane Furche in der Hinterlippe sehr deutlich. Von den seitlichen Enden des Urmunds gehen zwei seichte Rinnen neben der Vorderlippe nach vorn, so daß letztere als weißlicher Höcker etwas vorspringt.

Im Bereich des Embryonalschildes treten neben einem breiten medianen Streifen zwei seitliche, leichte Vertiefungen auf. An der vorderen Grenze der Embryonalanlage eine eingebogene quere Furche sichtbar, welche durch eine künstliche Falte verursacht wird, die jedenfalls bei der Behandlung entstanden ist. Da der Embryo noch von dem Oolemm bedeckt ist, wurde die Faltung vielleicht durch eine Einbiegung des Oolemmes bedingt.

Fig. 36 a.

Ganzes Ei mit dem Embryo der vorigen Figur, viermal vergrößert. Urmund parallel zur Längsachse des Eies, Embryo senkrecht dazu gestellt. Urmund im Keimhof excentrisch. Grenzen des ein wenig in die Länge gezogenen Keimhofes deutlich. Embryonalanlage im Keimhof als weißliche Stelle leidlich abgrenzbar.

Fig. 37.

Schild abgrenzbar. Urmund zeigt noch geringe Archistomkrümmung. Vorderlippe vorspringend, nach hinten abgerundet. Die Hinterlippe besitzt die Form einer kleinen, nach vorn abgerundeten, fast halbkreisförmigen Zacke, neben welcher sich die Urmundspalte dreieckig verbreitert.

Fig. 38.

Keimhof kreisrund,  $4\frac{3}{4}$  mm im Durchmesser. Urmund von ähnlicher Form und Größe wie in Fig. 35. Die kurze mediane Spalte der Hinterlippe weicht aber extramedian nach der einen Seite ab.

## Tafel XXXIII.

Fig. 39.

Keimhof kreisrund, 6 mm im Durchmesser. Die Embryonalanlage bildet einen weißlichen, fast kreisrunden Fleck, welcher von einem dunklen Hofe umgeben wird; letzterer ist seinerseits wieder durch einen schmalen, hellen Saum nach außen abgegrenzt. Nach hinten beginnt eine zungenartige Verlängerung aufzutreten. Urmund eine schmale, fast gerade Querspalte; Vorderlippe springt ein wenig vor, Hinterlippe beginnt sich abzuflachen, so daß statt ihrer eine gegen den Urmund ziehende Vertiefung entsteht. Vor dem Urmund zeigt sich eine äußerst schwache, schmale, mediane Furche, welche nach hinten auf die Vorderlippe übergreift. Nach vorn verbreitert sie sich zu einer flachen dreieckigen Vertiefung, der ersten Andeutung der Rückenfurche.

Fig. 40.

Keimhof kreisrund, 7 mm im Durchmesser. Embryonalanlage als weißlicher Fleck deutlich von der Umgebung unterscheidbar, im medianen Durchmesser  $1\frac{3}{4}$  mm lang. Urmund ein geschwungener, ziemlich langer, feiner Querspalt. Der mittlere Teil der Vorderlippe springt abgerundet nach hinten hin vor, ebenso ihre beiden etwas schräg gestellten Seitenteile. An Stelle des mittleren Teils der Hinterlippe ist eine flache, breite Furche getreten. Der seitliche Mesoblast beginnt unterscheidbar zu werden, so daß der ganze Keim die erste Andeutung einer dreilappigen Form erkennen läßt.

Fig. 41.

Keimhof kreisrund,  $5\frac{1}{2}$  mm im Durchmesser. In der Mitte des Keimhofes hebt sich der Embryonalfleck als kleines, fast kreisrundes Feld deutlich von der Umgebung ab. Urmund relativ klein, quer gestellt, erinnert dadurch, daß der mittlere Teil der Vorderlippe ein wenig vorspringt und die Hinterlippe eine kurze, mediane Einkerbung besitzt, an die Figuren 34—36 der vorigen Tafel. Die seitlichen Enden des Urmundspaltes verflachen sich und verlaufen eine kurze Strecke weit neben der etwas vorspringenden Vorderlippe nach vorn. Der mittlere, vor dem Urmund gelegene Teil des Embryo erscheint als breiter, weißlicher Streifen, seitlich davon je eine sehr flache Einkerbung.

Fig. 42 der Tafel XXXIV bis Fig. 51 der Tafel XXXV.

Die Embryonalanlage grenzt sich als weißliche Stelle deutlich von der Nachbarschaft ab und nimmt eine ausgesprochen dreilappige Form an. Der hintere Mesoblast wächst nach hinten zungenartig vor. Der Urmund besitzt noch die Form eines Querspaltcs. Die Hinterlippe flacht sich mehr und mehr ab. In einiger Entfernung vor der Vorderlippe wird als Andeutung der Rückenfurche eine sehr flache dreieckige Vertiefung sichtbar, von welcher nicht selten eine mediane, flache Furche nach hinten auf die Vorderlippe verläuft.

Fig. 42.

Das auffälligste an diesem Embryo ist eine sehr deutliche, ziemlich tiefe, mediane Furche, welche etwas hinter der Mitte des Embryo aus einer dreieckigen Vertiefung heraus beginnt und genau in der Mittellinie bis an den freien Rand der Vorderlippe hinzieht. Wo sie aufhört, findet sich an dem freien Rande der Vorderlippe eine kleine, aber sehr deutliche, mediane Einkerbung. Urmund ein einfacher Querspalt mit noch erhaltener Andeutung der ursprünglichen Archistomkrümmung. Die Hinterlippe ist durch Abflachung fast ganz verschwunden; die abgeflachte Stelle wird von zwei erhabenen, hörnchenartigen Vorsprüngen seitlich begrenzt und verliert sich nach hinten hin. Hinten ein deutliches halbmondförmiges Mesoblastfeld. Von der oben erwähnten dreieckigen Vertiefung, welche die erste Anlage der Rückenfurche darstellt, geht auf jeder Seite eine gebogene flache Furche aus, die Begrenzung der noch kleinen, seitlichen Mesoblastflügel. Der mittlere, vor der Rückenfurche gelegene Teil des Embryo ist leicht erhaben, vor dieser Erhebung ein schwacher Eindruck.

Fig. 43.

Urmund quer gestellt mit noch deutlicher Archistomkrümmung. Die Rückenfurche bildet eine breite, dreieckige, flache Grube. Von ihr gehen drei Furchen aus, eine mediane und zwei seitliche. Die mediane Furche ist schmal und sehr flach, aber deutlich; sie erstreckt sich bis an den freien Rand der Vorderlippe. Die seitlichen Furchen verlaufen bogenförmig an den Rand des Embryo und bezeichnen die vordere Grenze der noch kleinen seitlichen Mesoblastflügel. Der weißliche Embryo ist vorn und seitlich durch ein dunkles Feld von der Nachbarschaft abgesetzt, hinten tritt der hintere Mesoblast als breite, zungenförmige Fläche in die Erscheinung. Die Unterfläche des vom Dotter losgelösten Embryo zeigte die Urmundplatte als ab-

gerundeten, weißlichen Höcker, dessen vorderer Rand geradlinig quer abgeschnitten war; hier lag der schmale, lange Perforationsspalt des Urdarmes, seitlich begrenzt von ein paar hörnchenartigen Vorsprüngen des Höckers. Vor der Perforationsöffnung war die Chordaanlage als schmale mediane Rinne eine Strecke weit sichtbar.

Fig. 44.

Keimhof keisrund, 6 mm im Durchmesser, ähnlich der vorigen Figur; die mediane Furche ist breiter und tiefer und erstreckt sich auch bis auf den freien Rand der Vorderlippe. Die Hinterlippe ist ganz verschwunden; statt ihrer eine tiefe Furche, welche vorn in den Urmund übergeht und hinten sich allmählich verliert. Seitlich davon erheben sich abgerundete Fortsätze, so daß eine ähnliche Embryonalform, wie bei *Pelias* und *Tropidonotus*<sup>1</sup>, auftritt. Mitten im Urmund ist eine abgerundete, median gelagerte Pfropfmasse zu erkennen. Rückenfurche, Abgrenzung des Embryo, Mesoblastflügel und hinterer Mesoblast wie in voriger Figur.

Fig. 44 a.

Ei mit dem Embryo der Figur 44, vier bis fünf mal vergrößert. (Länge des ganzen Eies 13 mm, Breite desselben 7 mm.) Embryo wie gewöhnlich quer zur Längsachse des Eies gestellt. Urmund als dunkler Querspalt sichtbar, ebenso sind die Rückenfurche, die mediane Furche und die drei Mesoblastabschnitte zu erkennen. Embryo in der Mitte des kreisrunden Keimhofes deutlich abgegrenzt.

Fig. 44 b.

Ei mit Embryo der Figur 44 in natürlicher Größe.

Fig. 45.

Keimhof kreisrund, 6 mm im Durchmesser, Embryo als fast dreilappiges Gebilde rings herum durch ein dunkles Feld deutlich abgegrenzt. Die Mesoblastflügel ragen seitlich bereits etwas vor. Der vordere Teil des Embryo abgerundet. Urmund quer gestellt, mit deutlicher Archistomkrümmung. Vorderlippe vorspringend, abgerundet, Hinterlippe abgeflacht und durch eine tiefe, breite Furche ersetzt. Die daneben liegenden Seitenhörner abgerundet. Die ganze Embryonalanlage sehr flach; Rückenfurche nur eben angedeutet, mediane Furche nicht vorhanden.

<sup>1</sup> E. BALLOWITZ, Die Gastrulation bei der Ringelnatter (*Tropidonotus natrix* Boie) bis zum Auftreten der Falterform der Embryonalanlage. Diese Zeitschr. LXX. Bd., 1901.

Fig. 46.

Der dreieckige Eindruck der Rückenfurche sehr tief; davon geht nach hinten eine breite, verhältnismäßig tiefe, mediane Furche bis an den freien Rand der Vorderlippe. Vordere Grenze der seitlichen Mesoblastflügel zu erkennen. Urmund quer gestellt, mit noch erkennbarer Archistomkrümmung. Hinterlippe verschwunden; statt ihrer eine breite Furche, die seitlich von abgerundeten hörnchenartigen Erhebungen umgeben wird. In der Tiefe des Urmunds ein kleiner abgerundeter Pfropf zu erkennen.

**Tafel XXXIV.**

Fig. 47.

Keimhof kreisrund, 6 mm im Durchmesser, Urmund klein, quer gestellt, mit noch deutlicher Archistomkrümmung. Vorderlippe abgerundet, vorspringend. Hinterlippe verstrichen; statt ihrer eine breite flache Furche. Die mediane von dem breiten dreieckigen Rückeneindruck ausgehende Furche ist deutlich, erreicht aber nicht den freien Rand der Vorderlippe, sondern hört eine Strecke weit davon auf. Seitlicher und hinterer Mesoblast abgrenzbar.

Fig. 48.

Keimhof kreisrund; 6 mm im Durchmesser. Urmund ein Querspalz mit deutlicher Archistomkrümmung. Vorderlippe abgerundet, vorspringend, Hinterlippe verschwunden, statt ihrer eine breite Furche. Die dreieckige Rückenfurche verlängert sich breit gegen die Vorderlippe hin. Hinterer Mesoblast schon zungenförmig nach hinten hin ausgewachsen. Vordere Begrenzung des seitlichen Mesoblastes nicht deutlich. Embryo vorn und seitlich durch ein dunkleres Feld abgegrenzt.

Fig. 49.

Keimhof groß, ein wenig länglich, im längsten Durchmesser 10 mm. Urmund klein, halbkreisartig gebogen, mit der Konkavität nach hinten (Prostomkrümmung). Vorderlippe nur wenig vorspringend, Hinterlippe durch eine sehr feine, kurze, lineare Medianfurche geteilt. Embryo dreilappig, mittlerer Lappen halbkreisförmig nach vorn abgerundet, Seitenlappen kleiner, gleich groß, den Mesoblastflügeln entsprechend. Vorderteil des Embryo durch ein breites dunkles Feld abgegrenzt. Hinterer Mesoblast zungenförmig nach hinten ausgewachsen.

Fig. 49 a.

Unterseite des vorigen Embryo. Fast im ganzen Umkreis haftet der Dotter noch dem abgelösten Keime an. Urmundhöcker stark vorspringend, glatt, in sagittaler Richtung ein wenig verlängert rings herum abgerundet, bis auf den vorderen, quer abgeschnittenen Rand, unter welchem sich die vordere Perforationsöffnung befindet. Von diesem vorderen Rande springt ein viereckiger, blättchenartiger Vorsprung nach vorn hin frei vor. Die Gegend vor der Perforationsöffnung ist zu einer breiten, medianen, flachen Furche vertieft. Seitlich davon erheben sich die Ränder der beiden Mesoblastplatten. Hinteres Mesoblastfeld leicht höckerig.

Fig. 50.

Ähnlich der Figur 49. Urmund quer gestellt, Vorderlippe in ihrem mittleren Teil leicht vorspringend, Hinterlippe mit einer schwachen Einkerbung. Ganze Embryonalanlage flach. Vor der Vorderlippe ein sehr flacher Eindruck. Embryo ausgesprochen dreilappig, vorn durch ein breites, dunkles Feld deutlich abgegrenzt. Das hintere Mesoblastfeld nicht so deutlich begrenzt wie in Figur 49. Die Umgebung des Urmundes weißlich, leicht erhaben.

Fig. 51.

Keimhof kreisrund,  $6\frac{3}{4}$  mm im Durchmesser. Urmund von derselben Form wie in der vorigen Figur, nur etwas größer. Hinterlippe in ihrem mittleren Teil geschwunden, hier ersetzt durch eine mediane Furche. Rückeneindruck dreieckig, die davon ausgehende mediane Furche nur kurz, hört in größerer Entfernung von der Vorderlippe auf. Embryo dreilappig, vorn und seitlich durch ein breites, dunkles Feld begrenzt. Die Grenzen der seitlichen Mesoblastflügel erkennbar. Umgebung des Urmundes leicht erhaben, weißlich.

Fig. 52 auf Tafel XXXIV bis Fig. 58 auf Tafel XXXVI.

Der Embryo beginnt sich in die Länge zu strecken, die dreilappige Form verschwindet dadurch wieder. Der hintere Mesoblast wächst lang zungenförmig aus. Die Rückenfurche vertieft und verlängert sich etwas. Vor allem aber werden diese Phasen im Flächenbilde charakterisiert durch die eigentümliche Hakenform des Urmundes, welcher einen langen, feinen Spalt darstellt. Die Konkavität des Hakens sieht direkt nach hinten und wird ausgefüllt von einer schmalen, langen, zungenförmigen, interlabialen Substanzmasse, welche nach



hinten mit dem übrigen Embryonalteil zusammenhängt. Die Vorderlippe ist klein, schmal, meist ein wenig vorspringend und zeigt Prostomkrümmung.

Nur in Figur 53 ist die Hakenform der Urmundspalte noch nicht ausgebildet.

Fig. 52.

Embryo dreilappig, besonders vorn von seiner dunkleren Umgebung deutlich abgesetzt. Vor der Vorderlippe eine tiefe, breite, längliche, in der Mittellinie befindliche Rückenfurche. Der Blastoporus zeigt ein sehr eigentümliches Bild, er besitzt die Form eines geknickten, linearen Spaltes von gleicher Breite. Durch die Knickung zerfällt er in drei Abschnitte, einen mittleren und zwei seitliche. Der mittlere Abschnitt bildet die hintere Begrenzung der wenig hervortretenden Vorderlippe. Die beiden seitlichen Teile divergieren nach hinten, hören plötzlich auf und schneiden zwischen sich ein breites, keilförmiges Stück aus der Substanz des Embryo heraus.

Fig. 53.

Embryonalanlage dreilappig, sehr flach, ringsherum durch ein dunkles Feld deutlich abgesetzt. Hinten markiert sich der hintere, zungenförmige Mesoblast, der noch nicht weit nach hinten vorge drungen ist. Der Urmund besitzt die Form eines kleinen Querspaltes mit deutlicher Prostomkrümmung. Vorderlippe etwas vorragend. Die beiden Seitenlappen, welche den seitlichen Mesoblastflügeln entsprechen, noch klein.

Fig. 53a.

Ganzes Ei mit dem vorigen Embryo, etwa viermal vergrößert. Keimhof abgrenzbar. Embryo als dreilappiges, flaches, weißliches Gebilde in einer dunkeln, durchscheinenden Umgebung liegend. Urmund als feiner Querspalt sichtbar. Embryo senkrecht zur Längsachse des Eies gestellt.

Fig. 53b.

Umriss des Eies mit seinem Keimhof und seinem Embryo in natürlicher Größe (13 mm lang, bis 7 mm breit).

#### Tafel XXXV.

Fig. 54.

Der Embryo hat sich in die Länge gestreckt. Mediane Rückenfurche lang, verbreitert sich vor der etwas erhabenen Vorderlippe

dreieckig. Seitliche Mesoblastflügel vorn abgrenzbar. Vorderer abgerundeter Teil des Embryo ohne deutliche Grenze. Seitlich und hinter dem Embryo ist das große, zungenförmige Mesoblastfeld sehr auffällig und von der Umgebung deutlich unterscheidbar. Urmund mit ausgesprochener Hakenform, spaltartig. Seine seitlichen, nach hinten gerichteten Schenkel verlaufen einander fast parallel. Der von den Schenkeln eingeschlossene interlabiale Teil breit.

Fig. 55.

Ähnlich der vorigen Figur, was Ausdehnung des Mesoblastes, Form und Begrenzung des Embryo anbetrifft. Der spaltförmige Urmund hakenförmig gebogen, die beiden Schenkel des Hakens sind ungleich lang und divergieren nach hinten etwas, so daß der zwischen ihnen gelegene Ausschnitt keilförmig wird. Die Vorderlippe springt ein wenig vor. Die Rückenfurche nicht so deutlich, wie in der vorigen Figur.

Fig. 55 a.

Unterseite des vorigen Embryo. Zu beiden Seiten haften noch Dottermassen an. Der etwas längliche Urmundhöcker tritt deutlich hervor und zeigt an seinem vorderen Rande einen schmalen Einschnitt, in dessen Grunde die vordere untere Öffnung des Urdarmes gelegen ist. Diese Öffnung ist mithin wesentlich kleiner geworden, als auf den früheren Stadien. Das Mesoblastfeld hebt sich gut ab. Der vordere Teil des Embryo erscheint als weißliche, vorn abgerundete Fläche und wird von zahlreichen, konzentrisch angeordneten Entodermmassen umgeben.

Fig. 56.

Embryo breit, dreilappig. Rückenfurche kurz, sehr flach. Urmund hakenartig gebogener, linearer Spalt. Die beiden langen Schenkel des Hakens divergieren bogenförmig nach hinten und umschließen mit dem abgerundeten, mittleren Teil des Hakens ein langes, keilförmiges Stück des Embryo. In der Verlängerung der Enden der Hakenschenkel zieht seitlich und nach vorn die Begrenzung der Embryonalanlage. Die abgerundete schmale Vorderlippe erhebt sich ein wenig halbmondförmig. Das große, fast herzförmige Mesoblastfeld spitzt sich nach hinten hin zu und ist deutlich zu unterscheiden. Mesoblast und Embryo werden von einem dunklen, leicht genetzten Felde umgeben, welches seinerseits durch einen hellen Saum abgegrenzt erscheint. Mesoblastfeld leicht netzig.

An der Unterseite des abgelösten Keimes ragte die Urmundplatte

als fast rundlicher Höcker vor und ließ an seinem vorderen Rande die kleine Perforationsöffnung des Urdarmes erkennen.

Fig. 57.

Ähnlich der vorigen Figur. Embryo ein wenig mehr in die Länge gestreckt. Die Dreilappigkeit tritt auch nicht mehr so ausgesprochen hervor. Die Rückenfurche flach und breit. Mesoblastfeld hinten breit und abgerundet.

Urmund gleichfalls linear und hakenförmig.

# Tafel XXXVI.

Fig. 58.

Ähnlich den beiden vorigen Figuren, aber etwas weiter ausgebildetes Stadium. Urmund hakenförmig, die Schenkel des Hakens sind einander mehr genähert. Die hinteren Enden der langen Hakenschenkel stark bogenförmig und lateralwärts divergierend. In ihrer Fortsetzung verläuft die hintere Begrenzung des Embryo lateralwärts und nach vorn. Hinter der schmalen, stark gebogenen, etwas aus der Fläche hervortretenden Vorderlippe eine deutliche Vertiefung. Das interlabial zwischen den Hakenschenkeln gelegene Stück bildet einen langen schmalen Ausschnitt. Embryo ein wenig verschmälert und in die Länge gestreckt. Rückenfurche schmal und verlängert. Vordere Grenze der seitlichen Mesoblastflügel angedeutet. Hintere Grenze des deutlich netzigen Mesoblastes nicht scharf.

In der

Fig. 59 der Tafel XXXVI bis zur letzten Fig. 73 der Tafel XXXVII streckt sich der Embryo unter Verschmälierung in die Länge, und kommt es zur Ausbildung der Medullarrinne und zur ersten Anlage des Proamnios; nur Figur 61 erinnert mit Bezug auf die Form des Embryo noch an die vorausgegangenen Stadien. Die Hakenform des Urmundes verschwindet, nachdem am vorderen Ende des Hakens dicht hinter der Vorderlippe eine punktförmige, einem Nadelstich ähnliche, zuerst sehr deutliche Öffnung in die Erscheinung getreten ist. Anfangs hängt mit dieser Öffnung noch eine mediane, spaltförmige, nach hinten hin verlaufende Rinne zusammen, welche alsdann verschwindet. In der punktförmigen Öffnung zeigt sich alsdann ein kleiner, hinten mit der Embryosubstanz in Zusammenhang bleibender Pfropf, durch welchen die Öffnung wieder die Form eines kleinen, nach vorn gebogenen Spaltes annimmt. Schließlich werden Öffnung und Pfropf undeutlich.

Fig. 59.

Ein auf Fig. 58 folgendes Stadium. Der Embryo verschmälert und verlängert sich. Aus der Rückenfurche ist eine breite, aber noch flache Medullarrinne hervorgegangen, welche in einiger Entfernung von der Vorderlippe aufhört und sich nach vorn hin verbreitert. Vor der abgerundeten, noch flachen Gehirnanlage eine noch flache, aber breite, bogenförmige Furche, vor welcher eine noch niedrige, halbmondförmige Proamniosfalte zu erscheinen beginnt. Das Mesoblastfeld ist lang herzförmig, netzig. Der vordere Teil des Embryo und des Mesoblastfeldes liegt in einem dunklen, durchscheinenden, netzigen Felde, welches seinerseits lateral von einem hellen Saume eingefasst wird. Urmund noch hakenförmig, aber von dem der Fig. 58 verschieden. Der unmittelbar hinter der äußerst klein gewordenen, nicht mehr hervortretenden Vorderlippe gelegene Teil ist zu einer dunkeln, kreisrunden Vertiefung von der Form eines großen Punktes geworden. Davon gehen nach hinten zwei lineare, nach hinten divergierende, ganz symmetrisch geschwungene Hakenschenkel aus, welche ein im Vergleich mit Figur 58 wesentlich verschmälertes, keilförmiges Stück einfassen. Die ganze Umgebung des Urmundes ist ein wenig erhöht.

Fig. 60.

Auf Fig. 59 unmittelbar folgendes Stadium. Der Embryo noch ein wenig mehr verlängert und verschmälert. Die Gehirnhöckerplatte beginnt sich mit ihrem vorderen Rande in die Tiefe zu senken, so daß vor ihr eine noch breite, aber schon tiefere Einsenkung von Halbmondform erscheint; davor liegt die schmale, noch niedrige Proamniosfalte. Die Urmundgegend gleicht ganz derjenigen der Fig. 59.

Fig. 61.

Dieser Embryo ähnelt demjenigen der Fig. 56 und 57; nur die Urmundgegend ist wesentlich verschieden. Der hinter der kleinen, halbmondförmig gebogenen, ein wenig erhabenen Vorderlippe gelegene Urmund besitzt eine deutliche Prostomkrümmung und senkt sich in die Tiefe ein. Nach hinten geht davon genau in der Mittellinie eine tiefe, relativ breite, spaltförmige Furche aus, die sich nach längerem Verlaufe nach hinten hin verbreitert und abflacht, um dann aufzuhören. Begrenzt wird sie von zwei abgerundeten, mit etwas hervortretenden Rändern versehenen Erhebungen.

Fig. 62.

Der Embryo gleicht bis auf die Urmundgegend ziemlich demjenigen der Fig. 59. Der Urmund sieht aus wie ein großer, kreisrunder, tiefer Nadelstich, von welchem nach hinten hin ein kurzer, tiefer, medianer, linearer Spalt ausgeht. Die Spalte hört an ihrem hinteren Ende unvermittelt auf.

Fig. 63.

Ein ähnliches Bild, wie Fig. 62, gibt der Embryo dieser Figur, der nadelstichförmige Urmund ist nur etwas kleiner, der lineare, mediane Spalt dagegen ein wenig länger. An dem gefärbten, bei Lupenvergrößerung untersuchten Präparat tauchte in dem Blastoporus ein kleiner Pfropf auf. Bei der Untersuchung der Unterseite des Embryo war am Vorderrande der Urmundplatte eine deutliche, lochartige Perforationsöffnung des Urdarmes zu erkennen.

Fig. 64.

Der Embryo war auf dem Ei in der Nähe des einen Eipols schräg zur Längsachse des Eies gestellt. Embryonalanlage sehr flach. Vordere Abgrenzung der Gehirnhöckerplatte durch eine niedrige Furche eben angedeutet. Medullarfurche schmal und flach. Die Urmundgegend tritt als weißliche, kreisrunde Stelle ein wenig aus der Fläche hervor. Der Urmund sehr klein, linear, stark gebogen, mit nach hinten gerichteter Konkavität; in der letzteren liegt eine kleine, abgerundete, hinten mit der Umgebung des Urmundes kontinuierlich zusammenhängende Substanzmasse.

### Tafel XXXVII.

Fig. 65.

Embryo schmal, in die Länge gestreckt, Medullarfurche in der Bildung begriffen. Hinten gegen die Urmundgegend hin verbreitert sich die Medullarfurche ein wenig dreieckig. Die Gehirnhöckerplatte beginnt sich einzusenken, so daß vor ihr eine noch seichte, halbkreisförmige Furche entsteht, vor welcher die Proamniosfalte sich zu erheben beginnt. Urmund klein, besitzt die Form eines kleinen, nach hinten offenen Halbkreises. Von hinten her ragt in den Kreis ein kleiner abgerundeter Pfropf vor. Der Embryo liegt in einem birnförmigen Felde.

Fig. 66.

Unterseite eines Embryo, dessen Oberfläche der Fig. 65 ziemlich gleich. Urmundhöcker in Form eines abgerundeten Hügels vorragend. An seinem vorderen Rande befindet sich ein medianer schmaler, tiefer, rinnenartiger Einschnitt, an dessen hinterem Ende die kleine Perforationsöffnung des Urdarmes liegt. Von hier aus geht eine mediane breite Furche mit der hellen Chordalinie nach vorn, von zwei Längswülsten seitlich begrenzt. Diese Furche läuft nach vorn in ein breites ovales Feld aus, welches der Hirnhöckerplatte der Oberfläche entspricht. Vorn und seitlich wird es von einem abgerundeten Wulst begrenzt. Dieser Wulst und die Unterfläche der Umgebung des Keimes höckerig.

Fig. 67.

Erste Anlage der Medullarrinne, welche noch flach und breit ist; besonders nach hinten zeigt sich eine Verbreiterung. Die Einsenkung des Randes der Hirnhöckerplatte ist etwas stärker und die Erhebung des Proamnios etwas größer geworden als in Fig. 65. Der Urmund ist ein einfaches punktförmiges Loch, welches in die Tiefe führt und einem großen Stecknadelstich gleicht. Ein birnförmiges Feld umschließt den Embryo.

Fig. 68.

Hirnhöcker noch flach. Dadurch, daß die Medullarwülste sich mehr erhoben haben, ist die Medullarfurche enger und tiefer geworden; vorn und hinten verbreitert und verflacht sie sich. Hinten umschließen die Medullarwülste die Neuroprimitivplatte, mit dem punktförmigen Blastoporus, welcher dasselbe Aussehen wie in der vorigen Figur zeigt. Nach vorn geht von dem Blastoporus in der Medianlinie der Neuroprimitivplatte eine feine zarte Furche aus. Umgebung des Urmundes weißlich, ein wenig aus der Fläche hervortretend.

Fig. 68 a.

Unterseite des vorigen Embryo. Der vordere hufeisenförmig gekrümmte Wulst entspricht dem sich in die Tiefe einsenkenden Rand der Hirnhöckerplatte. Von dem davon umschlossenen Felde geht eine breite, mediane, von zwei Seitenwülsten begleitete Furche nach hinten und findet ihren Abschluß in dem Urmundhöcker, welcher als halbkugelige, glatte Prominenz sehr auffällig ist. An ihrem vorderen Rande findet sich ein schmaler, tiefer, medianer Einschnitt, an dessen hinterem Ende die vordere Öffnung des Urdarmes liegt.

Fig. 69.

Bis auf das hintere Ende der Fig. 68 sehr ähnlich. Die hinteren Enden der Medullarwülste hören in einiger Entfernung von dem Urmund auf. In der Neurop primitivplatte ist keine mediane Furche zu erkennen. Der Urmund ist schwer zu sehen und bildet nur eine kleine, anscheinend flache, punktartige Einsenkung, die nur bei bestimmter Beleuchtung wahrnehmbar wird. Es schien so, als wenn sich in ihr eine propfartige Masse befand.

Fig. 70.

Gleicht dem Embryo der vorigen Figur, ist nur etwas schmaler und länger; die Medullarfurche ist ein wenig mehr vertieft. Der Blastoporus wird durch einen sehr flachen, schwer wahrnehmbaren Punkt repräsentiert, von dem aus eine schwache, feine mediane Rinne eine kurze Strecke nach vorn verläuft. An der Unterseite des Embryo war die Perforationsöffnung des Urdarmes noch als schmales, spaltenartiges Loch deutlich sichtbar.

Fig. 71.

Keimhof kreisrund, 7 mm im Durchmesser, Keim von dem Kopfrande bis zum hinteren Ende des Höckers etwa  $1\frac{1}{2}$  mm lang. Die Medullarrinne bereits im mittleren Bereich bis auf eine feine, etwas gezackte Naht geschlossen, klappt vorn und hinten breit. Der Blastoporus wird durch eine sehr feine, halbkreisförmige Spalte dargestellt, welche ihre Konkavität nach hinten hin richtet und welche einen dementsprechend gestalteten, kleinen, halbkreisförmigen Substanzlappen umschließt. Birnförmiges, den Embryo umgebendes Feld. Sonst wie der Embryo der vorigen Figur.

Fig. 72.

Die Medullarrinne beginnt sich im mittleren Teil des Embryo zu schließen, klappt aber noch weit vorn und hinten. Am hinteren Ende umgeben die sich vereinigenden Medullarwülste ein spatelförmiges Feld, in welchem indessen keine Spur eines Blastoporus mehr nachgewiesen werden kann. Die Gehirnhöcker beginnen sich zu wölben.

Fig. 73.

Etwas weiter vorgeschrittenes Stadium. Gehirnhöcker keulenartig. Das Proamnios beginnt sich über die Gehirnhöcker nach

hinten vorzuschieben. Die Medullarrinne ist geschlossen bis auf den vorderen Teil zwischen den Hirnhöckern und bis auf das hintere Ende kurz vor dem Blastoporus. Die Naht des Medullarrohres leicht zackig. Am hinteren Ende des Embryo ist bei guter Beleuchtung eine feine, anscheinend flache, punktartige Vertiefung zu erkennen, der Blastoporus. Die Umgegend des Blastoporus weißlich, leicht aus der Fläche hervortretend.

---



## Die bisherigen Publikationen des Herrn Geheimrat Professor Dr. Ernst Ehlers.

Zusammengestellt von **Otto Taschenberg.**

---

1859. Beiträge zur Kenntniß der Geschlechtsverhältnisse von *Helix pomatia*. (Mit 1 Taf.) in: Ztschr. f. w. Zool. X. Bd. 1859. S. 251—270.

Zusammen mit W. KEFERSTEIN.

1860. Auszug aus den Beobachtungen über die Siphonophoren von Neapel und Messina, angestellt im Winter 1859/60. in: Götting. Nachricht. 1860. S. 254—262.

1860. Über den Bau der Siphonophoren. Auszüge in: FRORIEPS Notiz. Jhg. 1860. III. Bd. S. 257—260.

(Götting. Nachricht. 1860. Nr. 23.)

1860. Auszug aus den Untersuchungen über die Anatomie des *Sipunculus*. in: Götting. Nachricht. 1860. S. 282—286. —

Zusammen mit W. KEFERSTEIN.

Über die Anatomie des *Sipunculus*. Auszüge in: FRORIEPS Notiz. Jhg. 1860. IV. Bd. S. 273—275.

1860. Auszug aus einer Abhandlung über die Anatomie und Entwicklung von *Doliolum*. in Götting. Nachricht. 1860. S. 289—295.

Zusammen mit W. KEFERSTEIN.

Über die Anatomie und Entwicklung von *Doliolum*. Auszug. in: FRORIEPS Notiz. Jhg. 1860. IV. Bd. S. 289—293.

1860. Auszug aus Untersuchungen am Mittelmeer. in: Arch. f. Naturgesch. 26. Jhg. 1860. I. Bd. S. 324—336.

(Nicht abgeschlossen.)

Zusammen mit W. KEFERSTEIN.

1861. On the Anatomy of the *Sipunculi*. in: Ann. Mag. Nat. Hist. 3. Ser. Vol. 7. 1861. p. 486—487.

Zusammen mit W. KEFERSTEIN.

1861. On the Development of *Doliolum*. in: Ann. Mag. Nat. Hist. 3. Ser. Vol. 7. 1861. p. 424.

1861. Zoologische Beiträge, gesammelt im Winter 1859/60 in Neapel und Messina. (Mit 15 Kupfertafeln.) Leipzig, Engelmann, 1861. 4. (VIII, 112 S.) M. 24.—  
Zusammen mit W. KEFERSTEIN.
- I. Beobachtungen über die Siphonophoren von Neapel und Messina. (Taf. I—V.) S. 1—34.
  - II. Untersuchungen über die Anatomie des *Sipunculus nudus*. (Taf. VI. VII. VIII.) S. 35—52.
  - III. Über die Anatomie und Entwicklung von *Doliolum*. (Taf. IX. X. XI. XII.) S. 53—71.
  - IV. Bemerkungen über die Anatomie von *Pyrosoma*. (Taf. XII.) S. 72—77.
  - V. Über einige in Neapel und Messina beobachtete Quallen. (Taf. XIII und XIV.) S. 78—95.
  - VI. Beobachtungen über die Entwicklung von *Aeolis peregrina*. (Taf. XV.) S. 96—100.
1861. Über die Gattung *Priapulius* (Lam.). Ein Beitrag zur Kenntniß der Gephyreen. (Mit 2 Taf.) in: Ztschr. f. w. Zool. XI. Bd. 3. Hft. 1861. p. 205—252.  
Auch: Inauguraldissertation, einer hochlöblichen medicinischen Facultät zu Göttingen vorgelegt. Mit 2 Kupfertafeln. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann. 1861. 8. (Tit., 48 S.)
1861. Bericht über den Zuwachs zu den Sammlungen der anthropologisch-zootomischen Abtheilung des physiologischen Instituts [in Göttingen] durch die Herren Dr. W. KEFERSTEIN und Stud. med. E. EHLERS. Mitgetheilt von R. WAGNER. in: Götting. Nachricht. 1861. S. 29—32.
1862. Über *Halicryptus spinulosus* (v. Sieb.). (Mit 1 Taf.) in: Ztschr. f. w. Zool. XI. Bd. 4. Hft. 1862. S. 401—413.
1863. Vorläufige Mittheilung über die Geschlechtsverhältnisse d. polychäten Anneliden. in: Götting. Nachricht. 1863. S. 367—371.
- 1864—69. Die Borstenwürmer (*Annelida chaetopoda*) nach systematischen und anatomischen Untersuchungen dargestellt. (in 2 Abth.) Leipzig, Engelmann, 1864—69. 4.  
1. Abth. Mit Taf. 1—11 (in Kpfstn.). 1864. (IV, 268 S.)  
2. Abth. Mit Taf. 12—24 (in Kpfstn.). 1869. (XX u. S. 269—748.)
1865. Les Annélides chétopodes d'après des recherches systématiques et anatomiques. (Extr.) in: Arch. Sc. phys. et nat. Genève. Nouv. Pér. T. 23. 1865. p. 125—128.

1865. Über die Bildung der Borsten und Ruderfortsätze bei den Borstenwürmern. in: Götting. Nachricht. 1865. S. 335—342.
1865. Über die Benutzung der Mundtheile bei der Classification der Anneliden. in: Amtl. Bericht der 40. Vers. deutsch. Naturf. (1865.) 1866. S. 224—225.
1865. [Über eine Abhandlung von VAILLANT, eine neue Fortpflanzungsart durch Knospen bei einer Annelide betreffend.] in: Amtl. Bericht d. 40. Vers. dtsch. Naturf. (1865.) 1866. S. 211—212.
1867. Die Gattung *Heteronereis* (Örst.) und ihr Verhältniß zu den Gattungen *Nereis* (Gr.) und *Nereilepas* (Gr.). in: Götting. Nachricht. 1867. S. 209—217.
1868. Über eine fossile Eunicee aus Solenhofen (*Eunicites avitus*), nebst Bemerkungen über fossile Würmer überhaupt. (Mit 1 Taf.) in: Ztschr. f. w. Zool. XVIII. Bd. 3. Hft. 1868. S. 421—443. — Auszug. in: Neues Jahrb. f. Mineral. Jhg. 1869. S. 627—628. — Auszug von G. S[TACHE]. in: Verh. d. k. k. geol. Reichsanst. Wien. Jhg. 1868. S. 411.
1869. Über fossile Würmer aus dem lithographischen Schiefer in Bayern. (Mit 7 Taf.) in: Palaeontographica. 17. Bd. 1867—70. 4. Lfg. 1869. S. 145—175. — Auszug von M. N[EUMAYR]. in: Verh. d. k. k. geol. Reichsanst. Wien. Jhg. 1870. S. 51.
1869. Die Neubildung des Kopfes und des vorderen Körpertheiles bei polychäten Anneliden. Programm zum Eintritt in die medicinische Facultät der Königlichen Friedrich-Alexander-Universität in Erlangen. Erlangen, 1869. Druck der Universitäts-Buchdruckerei von E. Th. Jacob. 4. (24 S.)
1870. Die ESPER'schen Spongien in der zoologischen Sammlung der K. Universität Erlangen. Programm zum Eintritt in den Senat der Königlichen Friedrich-Alexander-Universität in Erlangen. Erlangen 1870. Druck der Universitäts-Buchdruckerei von E. Th. Jacob. 4. (36 S.)
1871. Über eine neue Spongienform, *Aulorhipis elegans* n. g. et n. sp. in: Sitzber. d. phys.-medic. Societ. Erlangen. 3. Hft. (1870—71.) 1871. S. 61—62.  
On a new form of Sponge (*Aulorhipis elegans*). in: Ann. Mag. Nat. Hist. 4. Ser. Vol. 7. 1871. p. 302—303.
1871. *Aulorhipis elegans*, eine neue Spongienform, nebst Bemerkungen über einige Punkte aus der Organisation der Spongien. in: Ztschr. f. w. Zool. XXI. Bd. 4. Hft. 1871. S. 540—567.  
(Vgl. l. c. XXV. 1874. S. 99.)

1871. Mittheilung über die von Herrn v. HEUGLIN auf seiner mit Herrn Grafen WALDBURG-ZEIL unternommenen Expedition im Meere von Spitzbergen gesammelten Würmer. in: Sitzber. d. phys.-medic. Societ. Erlangen. 3. Hft. (1870—71.) 1871. S. 77—86.
- On the Vermes collected by M. von HEUGLIN in the Sea of Spitzbergen. [Translated.] in: Ann. Mag. Nat. Hist. 4. Ser. Vol. 8. 1871. p. 53—61.
1872. Über Borkenkrätze bei einem Vogel. in: Sitzber. d. phys.-medic. Societ. Erlangen. 4. Hft. (1871—72.) 1872. S. 79—82.
- Dermatoryetes fossor.*
1872. Vorläufige Mittheilungen über die Entwicklung von *Syngamus trachealis*. in: Sitzber. d. phys.-medic. Societ. Erlangen. 4. Hft. (1871—72.) 1872. S. 43—48.
1872. Die Entwicklung des Luftröhrenwurms der Vögel, *Syngamus trachealis*. in: Zool. Garten. 13. Jhg. 1872. S. 25—28.
- (Nach voranstehender Quelle.)
1872. On the Developement of *Syngamus trachealis*. (Transl. by W. L. DALLAS.) in: Ann. Mag. Nat. Hist. 4. Ser. Vol. 9. 1872. p. 236—240.
1872. Zur Kenntniss der Fauna von Nowaja-Semlja. in: Sitzber. d. phys.-medic. Societ. Erlangen. 5. Hft. (1872—73.) S. 7—12.
1873. On the Fauna of Nowaja-Semlja. in: Ann. Mag. Nat. Hist. 4. Ser. Vol. 11. 1873. p. 464—465.
- (Aus voranstehender Mittheilung.)
1873. Über eine fossile Annelide aus dem lithographischen Schiefer von Solnhofen. in: Sitzber. d. phys.-medic. Societ. Erlangen. 5. Hft. (1872—73.) 1873. S. 12—13.
1873. Über den Bau und Inhalt alter Grabhügel in der Nähe von Muggendorf in der fränkischen Schweiz. in: Sitzber. d. phys.-medic. Societ. Erlangen. 6. Hft. (Nov. 1873—August 1874.) 1874. S. 1—10.
1873. Vorläufige Mittheilung über unter seiner Leitung ausgeführte Untersuchungen an *Vorticella nebulifera* von ED. EVERTS, Stud. philos. aus dem Haag. in: Sitzber. d. phys.-medic. Societ. Erlangen. 5. Hft. (1872—73.) 1873. S. 68—71.
1873. Die Krätzmilben der Vögel. Ein Beitrag zur Kenntniß der Sarcoptiden. (Mit 2 Taf.) in: Ztschr. f. w. Zool. XXII. Bd. 2. Hft. 1873. S. 228—253. — Extrait par A. H. in: Arch. Sc. phys. et nat. Genève. Nouv. Pér. T. 47. 1873. p. 244—247.

1874. The parasitic Mites of Birds, a Contribution to the knowledge of the Sarcoptidae. in: Ann. Mag. Nat. Hist. 4. Ser. Vol. 13. 1874. p. 74—76.
1874. Beiträge zur Kenntniß der Verticalverbreitung der Borstenwürmer im Meere. in: Ztschr. f. w. Zool. XXV. Bd. 1. Hft. 1874. S. 1—102.
1874. Annulata nova vel minus cognita in expeditione 'Porcupine' capta. in: Ann. Mag. Nat. Hist. 4. Ser. Vol. 13. 1874. p. 292—298.
1875. Distribution bathymétrique des Annélides. in: Arch. Zool. expérim. et gén. IV. 1875. Notes. et Rev. p. XLIX—LIII.
- 1875—1905. Mitherausgeber der Ztschr. f. w. Zool. XXV. Bd. u. ff.
1876. *Hypophorella expansa*. Ein Beitrag zur Kenntniß der mini-  
renden Bryozoen. (Mit 5 Taf.) in: Abhandl. d. k. Ges. d.  
Wiss. Göttingen. 21. Bd. 1876. Phys. Kl. S. 1—158. —  
Auch separ.: Göttingen, Dieterichs Verlag, 1876. 4. (158 S.  
m. 5 Taf.)
1878. *Amphioxus* von Helgoland. in: Zool. Anzeiger. 1. Jhg. 1878.  
S. 247—248.
1878. Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen. (Mit 2 Taf.) in:  
Ztschr. f. w. Zool. XXX. Bd. Suppl. 3. Hft. 1878. S. 607—634.
1879. Reports on the results of dredging, under the supervision of  
ALEX. AGASSIZ, in the Gulf of Mexico, by the U. S. Coast  
Survey Steamer Blake. — 4. Preliminary report on the Worms.  
in: Bull. Mus. Compar. Zool. Cambridge. Vol. 5. No. 12.  
1879. p. 269—274.
1879. WILHELM ENGELMANN zum Gedächtnis. (Mit Bildn.) in: Zeit-  
schrift f. w. Zool. XXII. Bd. 2. Hft. 1879. S. I—XII.
1880. Berichtigung [eine Angabe O. TASCHENBERGS über *Sarcopsylla*  
*penetrans* betreffend]. in: Zool. Anzeiger. 3. Jhg. 1880.  
S. 429—430.
1881. Beiträge zur Kenntnis des Gorilla und Chimpanse. (Mit 4 Taf.)  
in: Abhandl. d. k. Ges. d. Wiss. Göttingen. 20. Bd. 1881.  
(1882.) (77 S.) — Auch separ.: Göttingen, Dieterichsche  
Verlagshandlung, 1881. 4. (77 S. mit 4 Taf.)
1885. C. TH. E. v. SIEBOLD. Eine biographische Skizze. (Mit Bildn.)  
in: Ztschr. f. w. Zool. XLII. Bd. 1. Hft. 1885. S. L—XXXIV.
1885. Nebendarm und Chorda dorsalis. in: Götting. Nachricht. 1885.  
No. 12. S. 390—404.

1886. *Lamna cornubica* (L. Gm.) an der ostfriesischen Küste. in: Götting. Nachricht. 1886. No. 18. S. 547—550.
1886. Zur Auffassung des *Polyparium ambulans* (Korotneff). in: Ztschr. f. w. Zool. XLV. Bd. 3. Hft. 1886. S. 491—498.
1887. On the Interpretation of *Polyparium ambulans* Korotneff. Transl. in: Ann. Mag. Nat. Hist. 5. Ser. Vol. 20. 1887. p. 273—279.
1887. *Polyparium ambulans*. Abstr. in: Journ. R. Microsc. Soc. London. 1887. P. 6. p. 969.
1887. Report on the Annelids of Dredging Expedition of the U. S. Coast Survey Steamer »Blake«. With 60 Plates. in: Mem. Mus. Comp. Zool. Cambridge (Mass.). Vol. 15. 1887. (339 p.)
1889. JOHANNES BROCK. Zum Gedächtnis. in: Leopoldina. XXV. Hft. 1889. No. 13/14. S. 118—121; No. 15/16. S. 138—141.  
(16. Jan. 1852 — 20. Febr. 1889.)
1889. Note de M. le Professeur E. EHLERS. *Delagia Chaetopteri* (J.-Laff.), synonyme de *Hypophorella expansa* (Ehl.). in: Arch. Zool. expériment. 2. Sér. T. 6. 1888. Notes et Rev. p. XLV—XLVI.
1890. Zur Kenntnis der Pedicellinen. (Mit 5 Taf.) in: Abh. d. k. Ges. d. Wiss. Göttingen. 36. Bd. (1889 u. 90.) 1890. Math.-physik. Klasse. (200 S.) Auch separ.: Göttingen, Dieterichsche Verlagsbuchhdlg. 1890. 4. (200 S. mit 5 Taf.) M. 18.—
1892. Auditory Organ of *Arenicola*. Abstr. in: Journ. R. Microsc. Soc. London. 1892. P. 4. p. 480—481.
1892. Die Gehörorgane der Arenicolen. (Mit 4 Taf.) in: Ztschr. f. w. Zool. LIII. Bd. Suppl. 1892. S. 217—285.
1892. Zur Kenntnis von *Arenicola marina* L. in: Götting. Nachricht. 1892. No. 12. S. 413—418.
1893. *Arenicola marina*. Abstr. in: Journ. R. Microsc. Soc. London. 1893. P. 4. p. 474—475.
1893. Zur Morphologie der Bryozoen. In: Götting. Nachricht. 1893. No. 12. S. 483—490. — Auszug von C. J. CORI. in: Zool. Centralbl. 1. Jhg. 1894. No. 3. S. 109—110.
1894. Zoologische Miscellen I. in: Abh. d. k. Ges. d. Wiss. Göttingen. 39. Bd. Math.-physik. Kl. 1894. (Tit., 43 S. mit 2 Taf.) — Dass. auch separ.: Göttingen, Dieterichsche Verlagshdlg., 1894. 4. (43 S.)
1. Der Processus xiphoideus und seine Muskulatur von *Manis macrura* Erxl. und *Manis tricuspis* Sundev. (Mit 2 Taf.) S. 1—34.

2. Die Schnabelbildung von *Heteralocha acutirostris* (Gould.).  
(Mit 7 Textfig.) S. 35—43.  
Auszug in: Naturwiss. Rundschau. 9. Jhg. 1894. No. 42.  
S. 540—541.
1894. Über *Lepidosiren paradoxa* Fitz. und *articulata* n. sp. aus  
Paraguay. in: Götting. Nachricht. 1894. (1895.) No. 2.  
S. 84—91.  
On *Lepidosiren paradoxa* Fitz. and *Lepidosiren articulata* n. sp.  
Transl. in: Ann. Mag. Nat. Hist. 6. Ser. Vol. 14. 1894. p. 1—8.
1894. Über *Lepidosiren*. in: Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 4. Jahres-  
vers. (München.) 1894. S. 32—36.
1894. Referat über: BENHAM, Wm. Blaxl., The Post-larval Stage of  
*Arenicola marina*. in: Zool. Centralbl. 1. Jhg. 1894. No. 1.  
S. 22—24.
1894. Dritter Entwurf von Regeln für die wissenschaftliche Be-  
nennung der Thiere, im Auftrage der Deutschen Zoologischen  
Gesellschaft, zusammengestellt von O. BÜTSCHLI, J. V. CARUS,  
L. DÖDERLEIN, E. EHLERS, H. LUDWIG, K. MÖBIUS, F. E.  
SCHULZE, J. W. SPENGEL. in: Verhdlgn. d. Deutsch. Zool.  
Ges. 3. Jahresvers. 1893. (1894.) S. 89—98.
1895. Regeln für die wissenschaftliche Benennung der Thiere, im  
Auftrage der Deutschen Zoologischen Gesellschaft zusammen-  
gestellt von O. BÜTSCHLI, J. V. CARUS, L. DÖDERLEIN, E. EHLERS,  
H. LUDWIG, K. MÖBIUS, F. E. SCHULZE, J. W. SPENGEL.  
Abdruck aus den Verhdlgn. d. Deutsch. Zool. Ges. 3. Jahres-  
vers. 1893. Leipzig 1894. 8. S. 89—98. in: Arch. f.  
Naturgesch. 61. Jhg. 1895. 1. Bd. S. 362—371.
1895. Auszug von: RACOVITZA, EM. G., On the Cephalic Lobe of  
Euphrosine. Transl. in: Ann. Mag. Nat. Hist. 6. Ser. Vol. 15.  
1895. p. 279—281. in: Zool. Centralbl. 2. Jhg. 1895.  
S. 26—27.
1895. Zur Kenntnis der Eingeweide von *Lepidosiren*. in: Götting.  
Nachricht. Math.-physik. Kl. 1895. 1. Hft. S. 34—50.
1896. Auszug von: RACOVITZA, EM. G., Le lobe céphalique et l'en-  
céphale des Annélides polychètes. in: Zool. Centralbl. 3. Jhg.  
1896. S. 726—738.
1896. Report on the scientific results of the Voyage of H. M. S.  
Challenger during the years 1873—1876 under the Command  
of Captain George S. Nares, R.N., F.R.S. and the late Cap-  
tain Frank Tourle Thomson, R.N., prepared under the Super-

- intendance of the late Sir C. Wyville Thomson, Knt., F.R.S. and now of John Murray.
- Narrative. Vol. I. 1. 2. 1885. II. 1886. — Physics and Chemistry. Vol. I. 1884. Vol. II. 1889. — Deep Sea Deposits. 1891. — Botany. Vol. I. II. 1885.
- Zoology. Vol. I. 1880. Vol. II. III. 1881. Vol. IV. V. VI. 1882. Vol. VII. VIII. 1883. Vol. IX. X. XI. 1884. Vol. XII. XIII. 1885. Vol. XIV. XV. XVI. 1886. Vol. XVII. XVIII. XIX. XX. XXI. XXII. 1887. Vol. XXIII. XXIV. XXV. XXVI. XXVII. XXVIII. XXIX. 1888. Vol. XXX. XXXI. XXXII. 1889.
- Summary. Vol. I. II. 1895. [Anzeige des Werkes.] in: Götting. Gelehrt. Anzeigen. 158. Jahrg. I. Bd. 1896. S. 40—66.
1897. Zur Kenntniss der ostafrikanischen Borstenwürmer. in: Götting. Nachricht. Math.-physik. Kl. 1897. 2. Hft. S. 158—176.
- Auszug von J. W. SPENGEL. in: Zool. Centralbl. 4. Jhg. 1898. S. 914.
1897. East African Polychaeta. Abstr. in: Journ. R. Microsc. Soc. London. For the year 1897. Summary of current researches. p. 534.
1897. Ostafrikanische Polychaeten gesammelt von Hrn. Dr. F. STUHL-MANN 1888 und 1889. in: Jahrb. d. Hamburg. wissenschaftl. Anstalten. XIV. Jhg. (1896.) 1897. S. 103—110. — Separ.: Hamburg, Lucas Gräfe & Sillem in Comm. 1897. Lex. 8. (8 S.) M. —.50. — Auch in: STUHLMANN, Zoologische Ergebnisse einer Reise nach Ostafrika [zusammengestellt aus dem »Jahrb. d. Hamburg. wissenschaftl. Anstalten«. 2. Bd. Berlin, (D. Reimer), 1901. Lex. 8. (8 S.)
1897. Polychaeten. (Mit 9 Taf.) in: Ergebnisse der MAGALHAENSISCHEN Sammelreise. Herausgegeben vom naturhistorischen Museum zu Hamburg. 3. Lfg. 1898. — Auch separ.: Hamburg, L. Friederichsen & Co., 1897. Lex. 8. (148 S.) M. 12. —
1898. Über Palolo (*Eunice viridis* Gr.). in: Götting. Nachricht. Math.-physik. Kl. 1898. 4. Hft. S. 400—415. — Auszug von H. STADELMANN. in: Biol. Centralbl. 19. Bd. 1898. S. 269—270.
1899. The Palolo-Worm, *Eunice viridis* Gr. Abstr. in: Journ. R. Microsc. Soc. London. 1899. P. 4. p. 392—393.
1900. MAGELLANISCHE Anneliden gesammelt während der schwedischen Expedition nach den Magellansländern. in: Götting. Nachricht. Math.-physik. Kl. 1900. Hft. 2. S. 206—223.



1900. Über atlantischen Palolo. in: Götting. Nachricht. Math.-physik. Kl. 1900. Hft. 4. S. 397—399.  
(Vorgelegt in der Sitzung vom 9. Febr. 1901.)
- 1901 Die Polychaeten des magellanischen und chilenischen Strandes. (Mit 25 Taf.) in: Festschr. z. Feier des 150jähr. Bestehens d. k. Ges. d. Wiss. Göttingen. — Auch separ.: Berlin, Weidmannsche Buchhdlg., 1901. 4. (V, 232 S.) M. 17. —
1901. Göttinger Zoologen. in: Festschr. z. Feier des 150jähr. Bestehens d. k. Ges. d. Wiss. Göttingen. S. 393—494.  
(Als Vortrag gehalten auf der 3. Jahresversammlung der deutschen zoologischen Gesellschaft 1894, aber in deren Verhandlungen nicht abgedruckt.)
1901. Die Anneliden der Sammlung Plate. in: Fauna Chilens. 2. Bd. 2. Hft. 1901. S. 251—272.
1904. Neuseeländische Anneliden. (Mit 9 Taf.) in: Abh. d. k. Ges. d. Wiss. Göttingen. Math.-physik. Kl. N. Folge. III. Bd. Nr. 1. 1904. (79 S.) — Auch separ.: Berlin, Weidmannsche Buchhdlg., 1904. 4. (79 S.)
1905. Anneliden der Sammlung Schauinsland (Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific; Schauinsland 1896/97). in: Zool. Jahrbücher, Abt. f. Systematik, XXII. Bd. S. 281—302, mit 1 Taf.
-

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



Fig. 1.

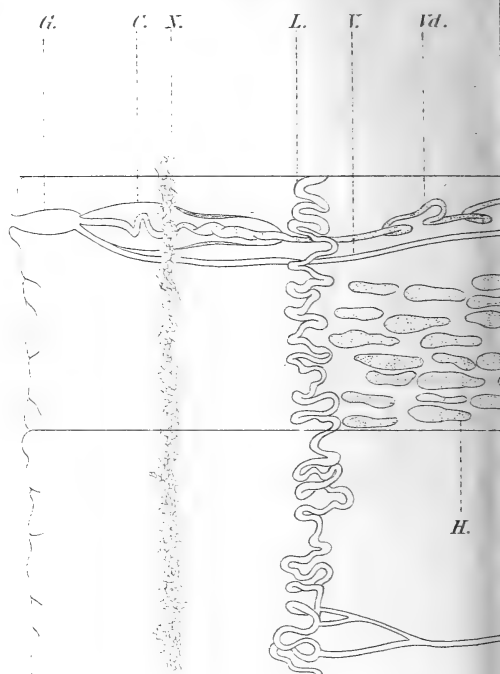
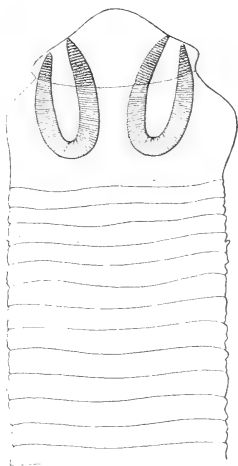


Fig. 2.

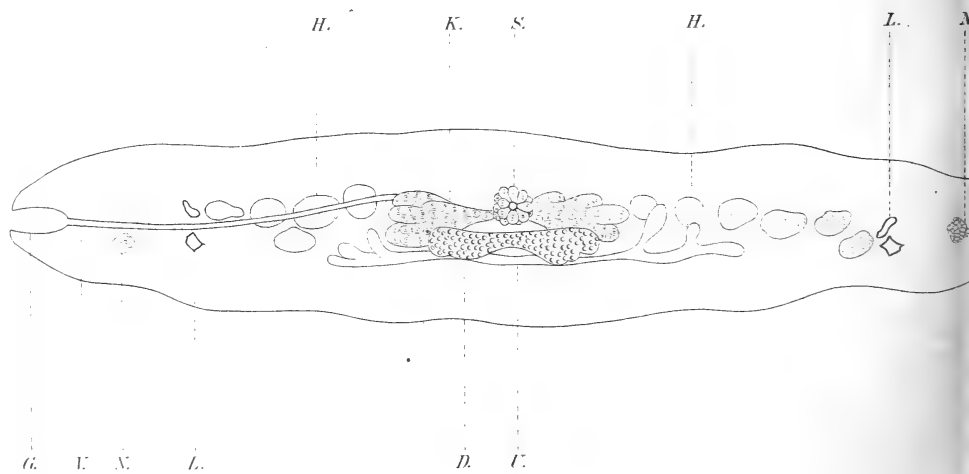


Fig. 3.

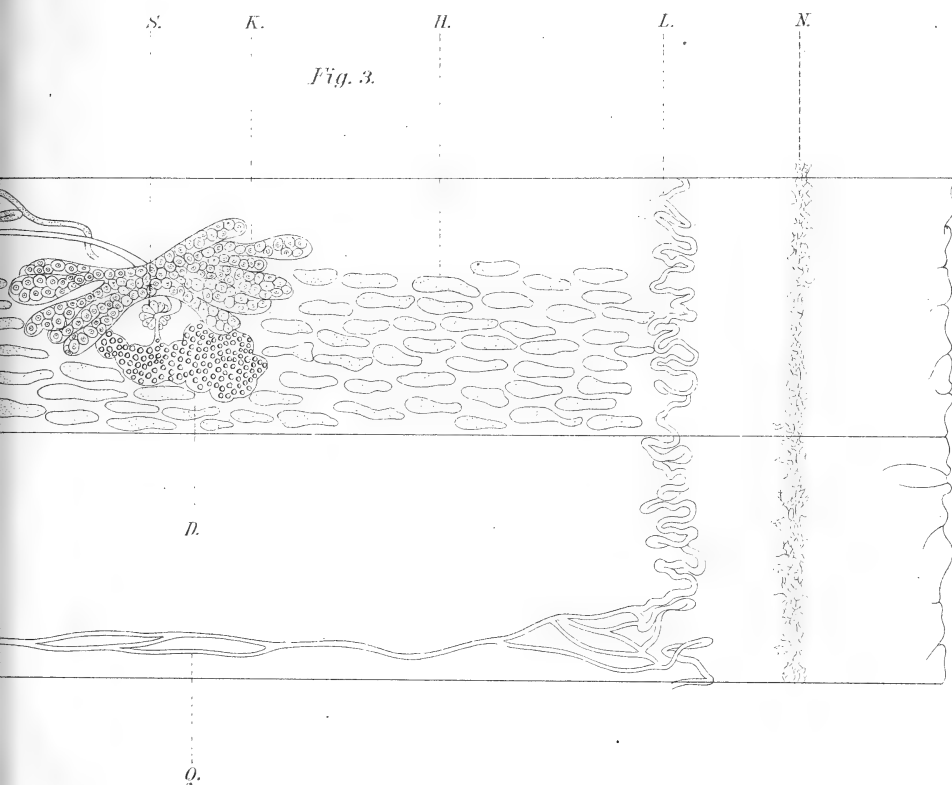
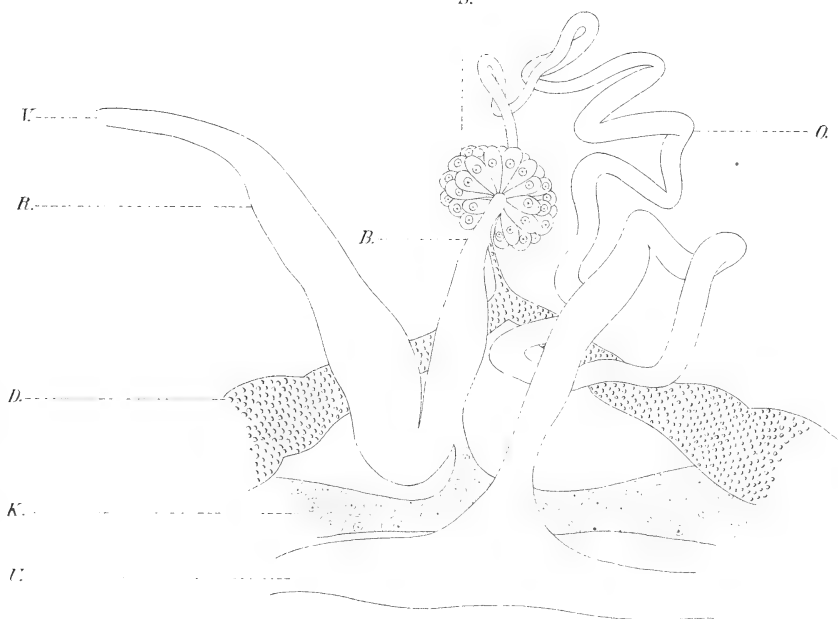


Fig. 4.  
S.

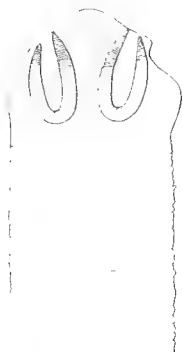




G. C. N. L. E. Gd. S. K. H. I. A.

Fig. 3

Fig. 1



O.

Fig. 4.  
S.

Fig. 2.

H. K. S. H. L. X.



I

H

D

K

I



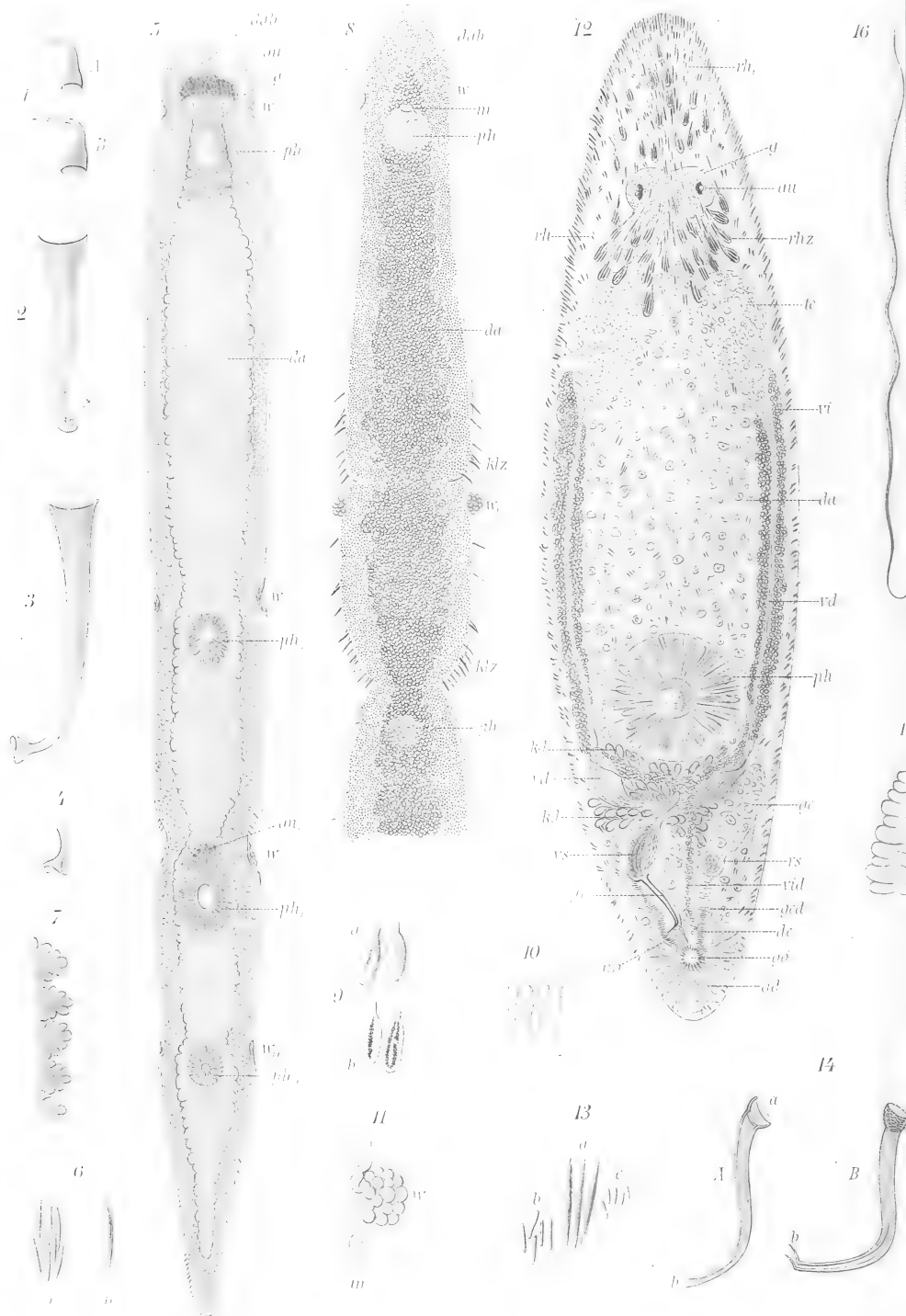
G. I. N. I

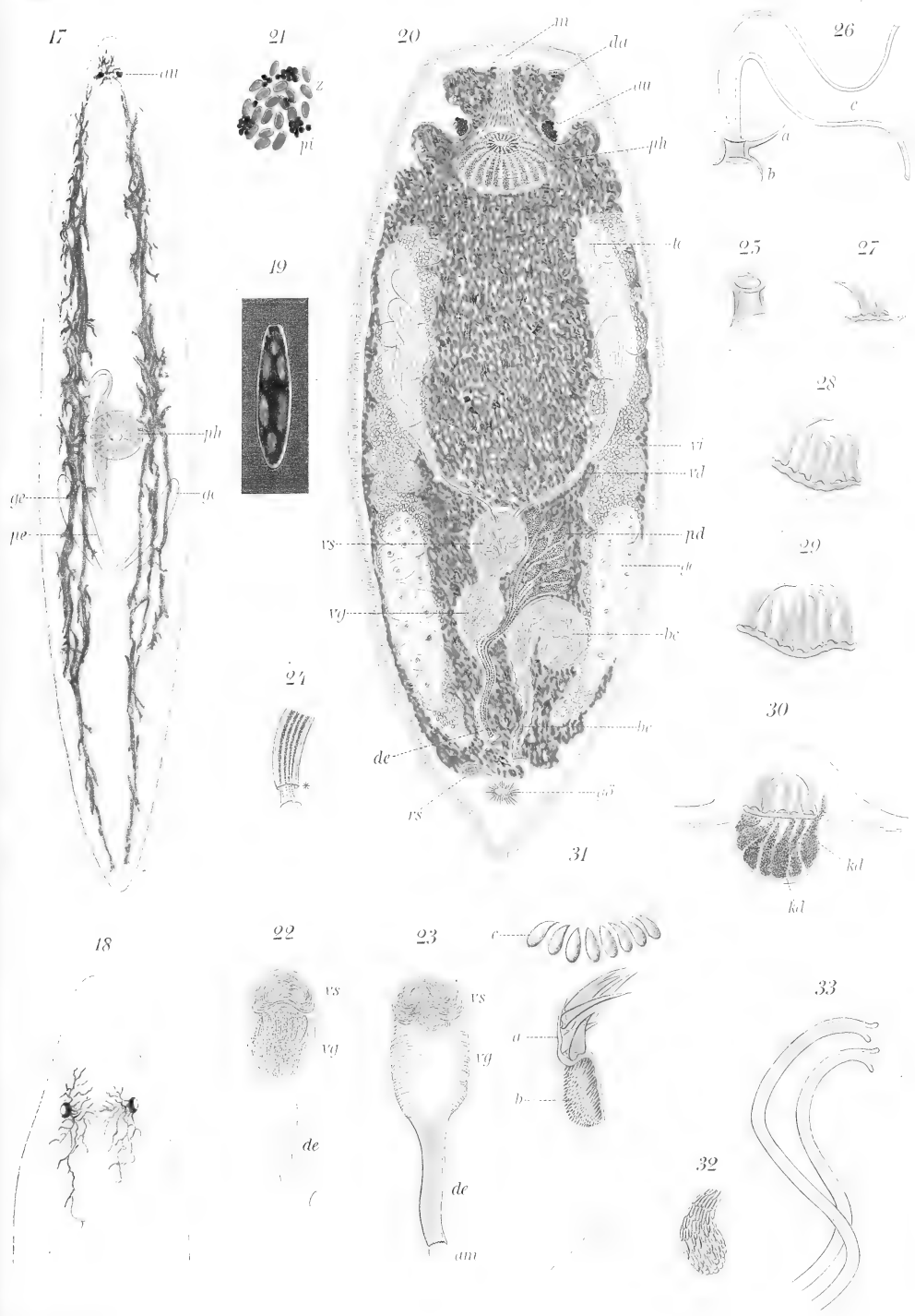
D. I



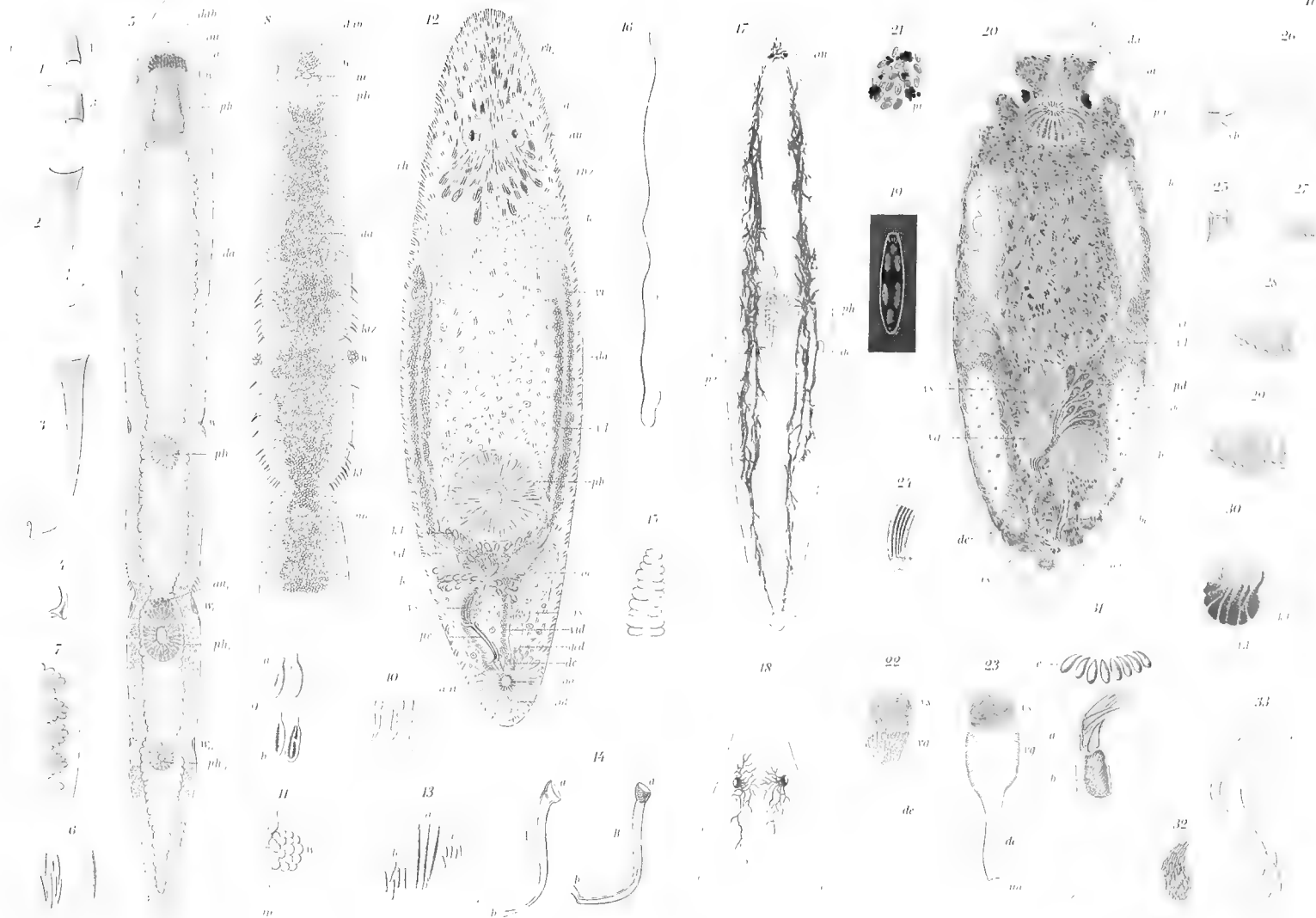






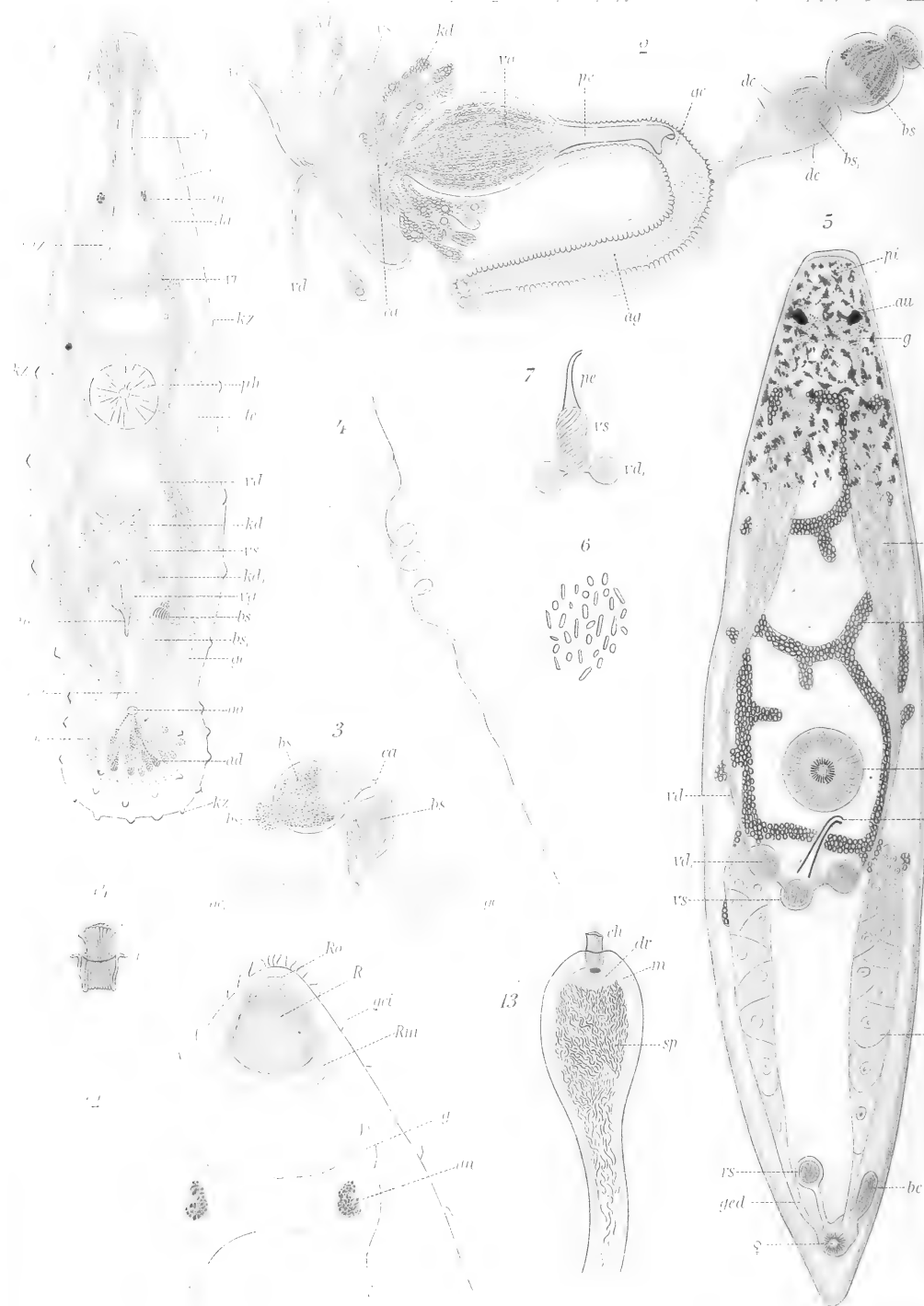




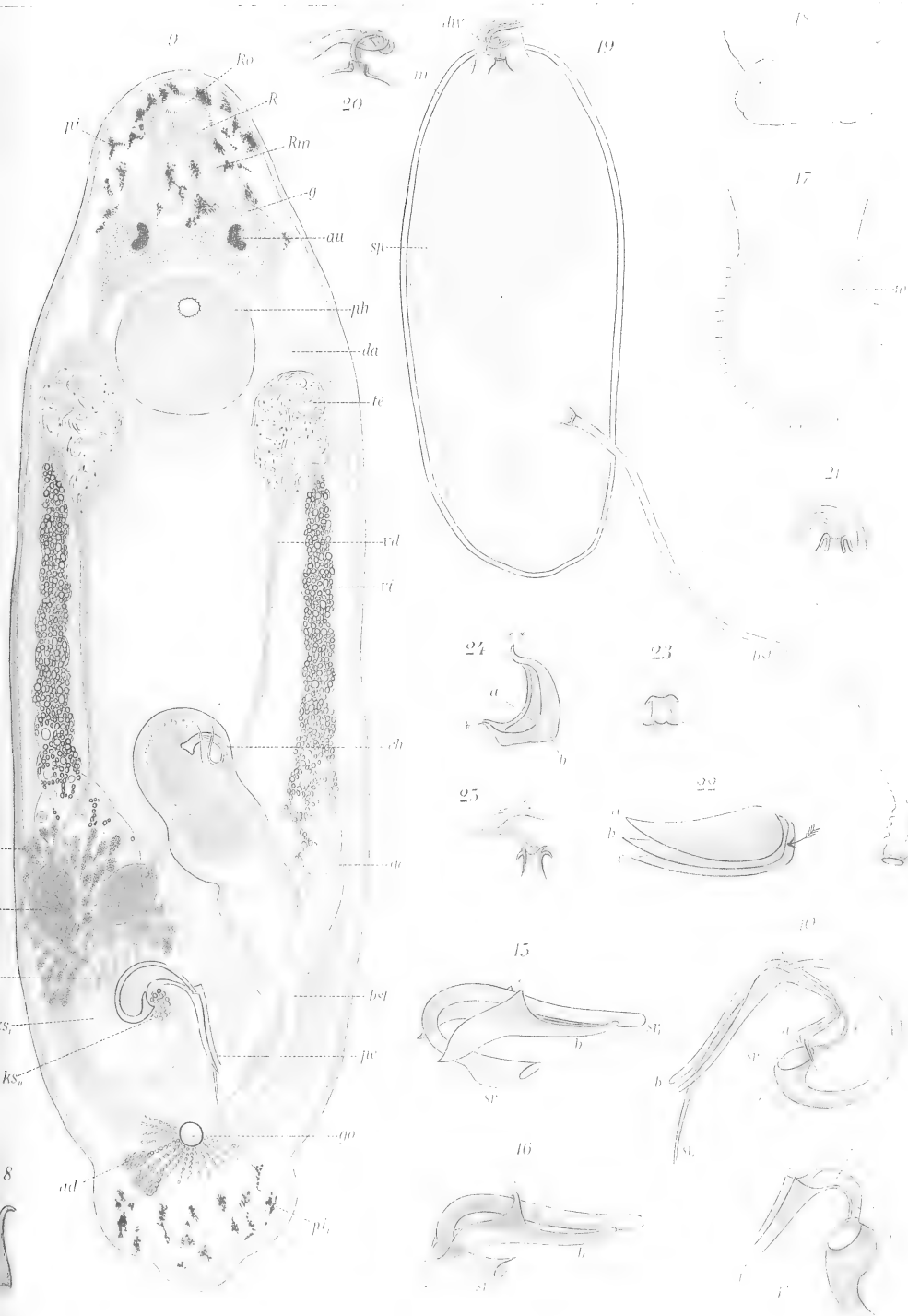




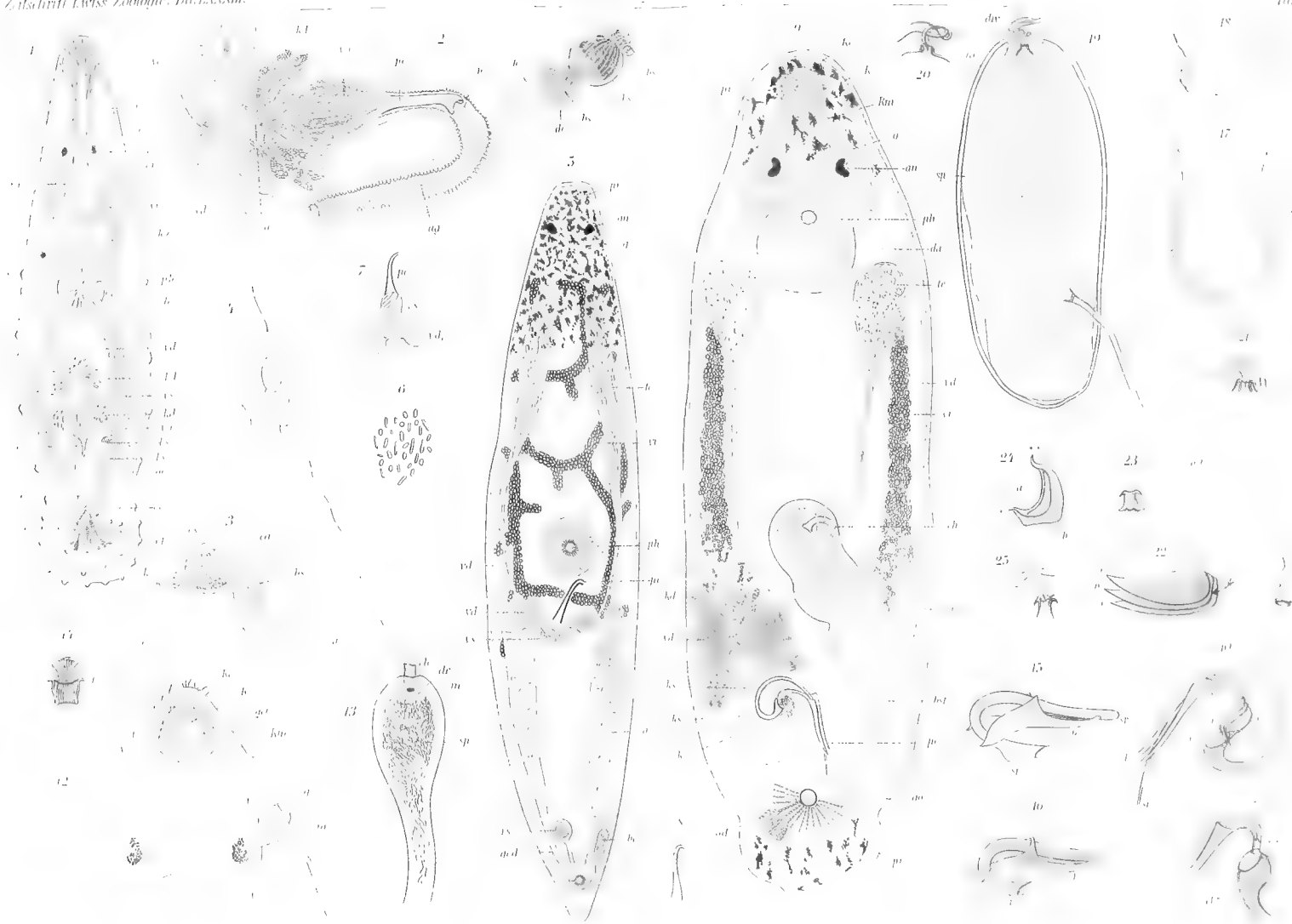








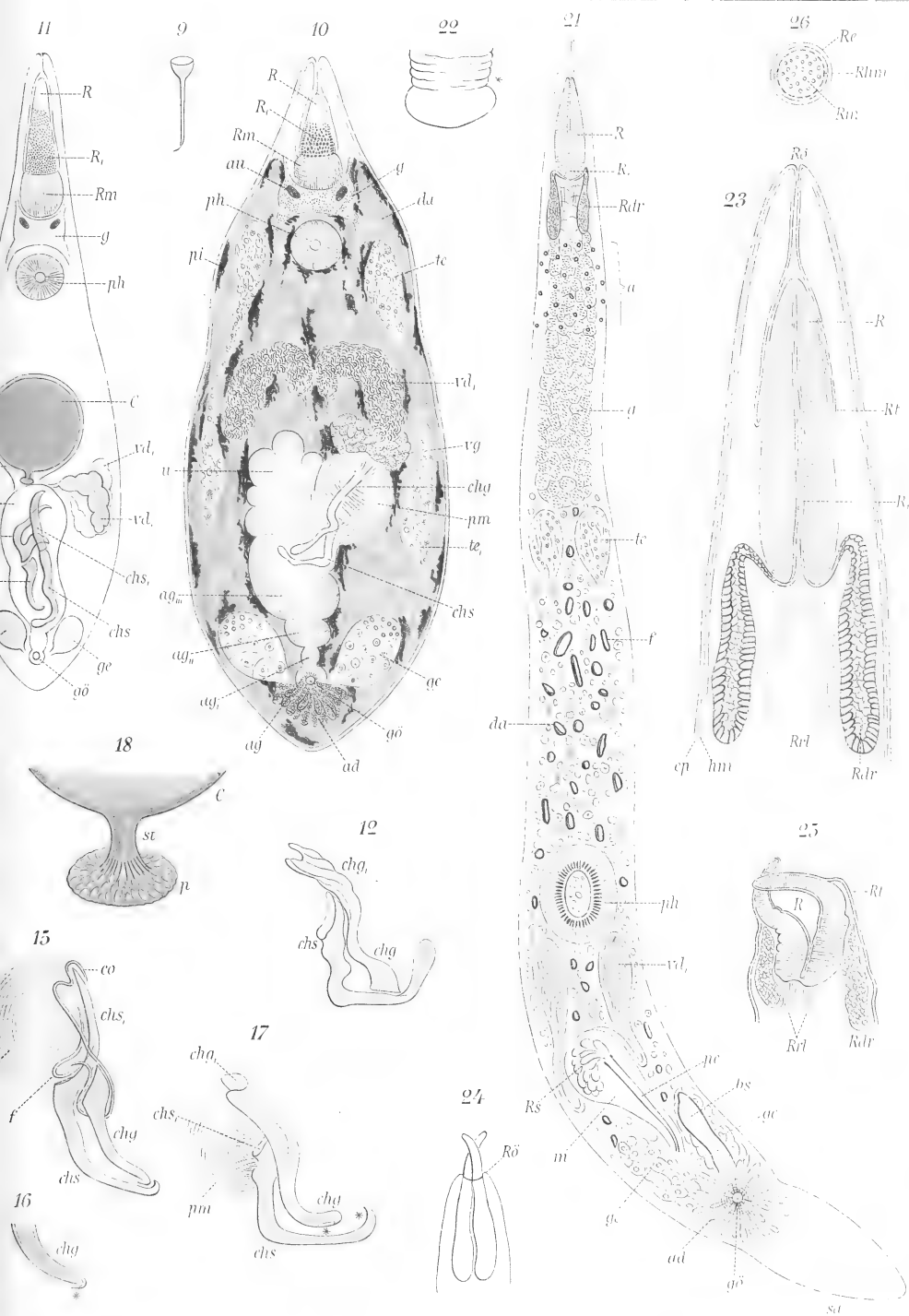






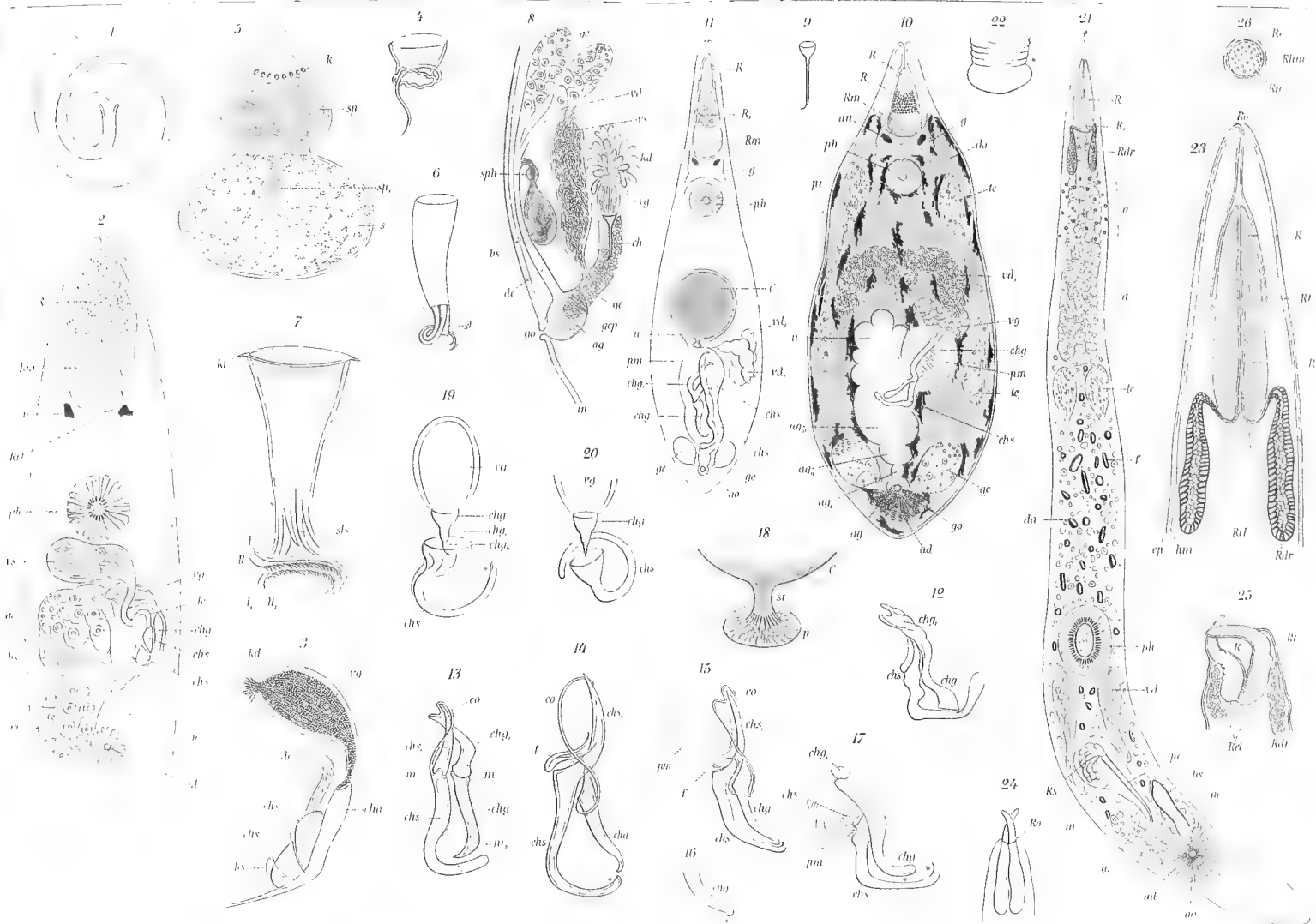


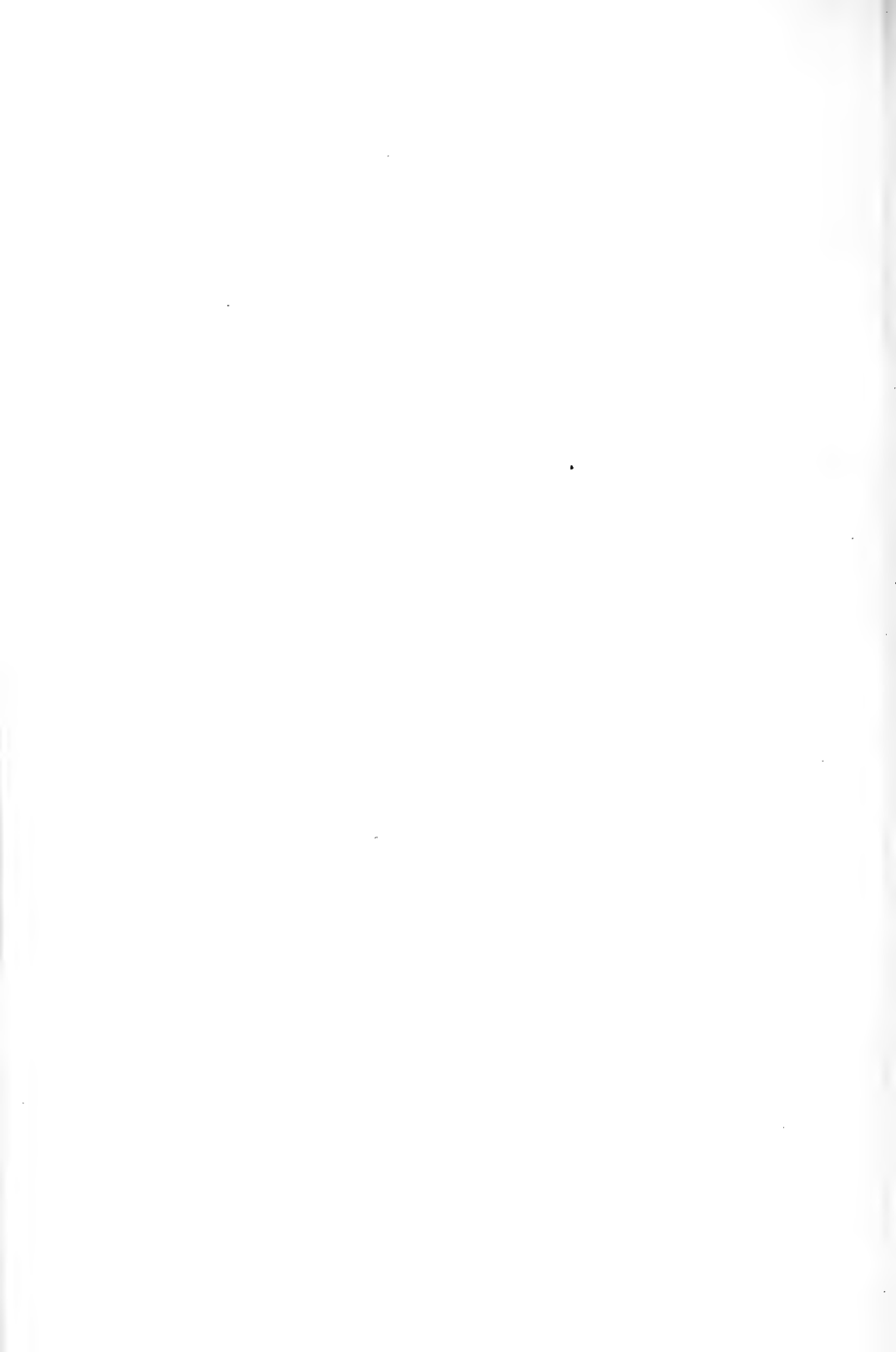






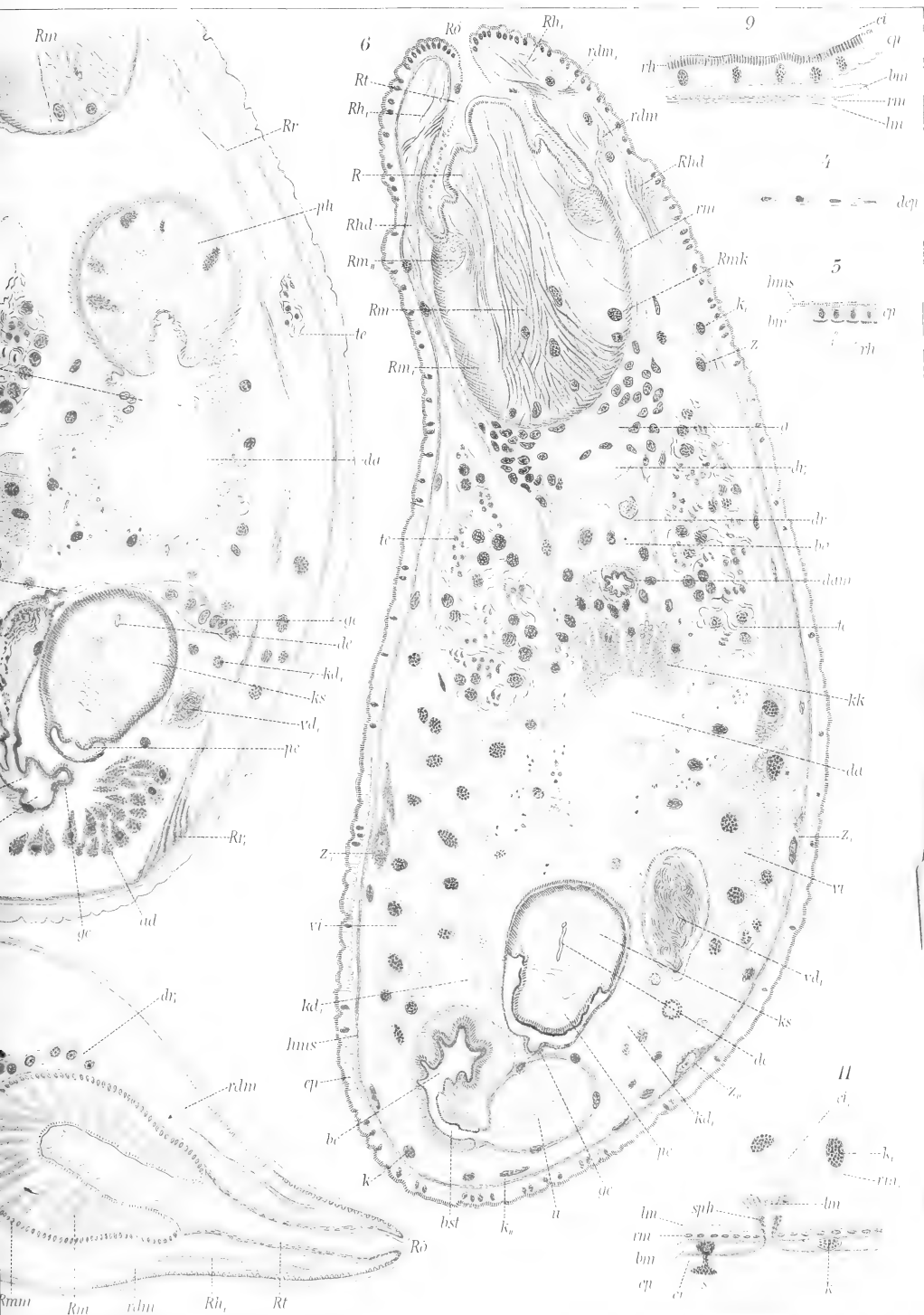






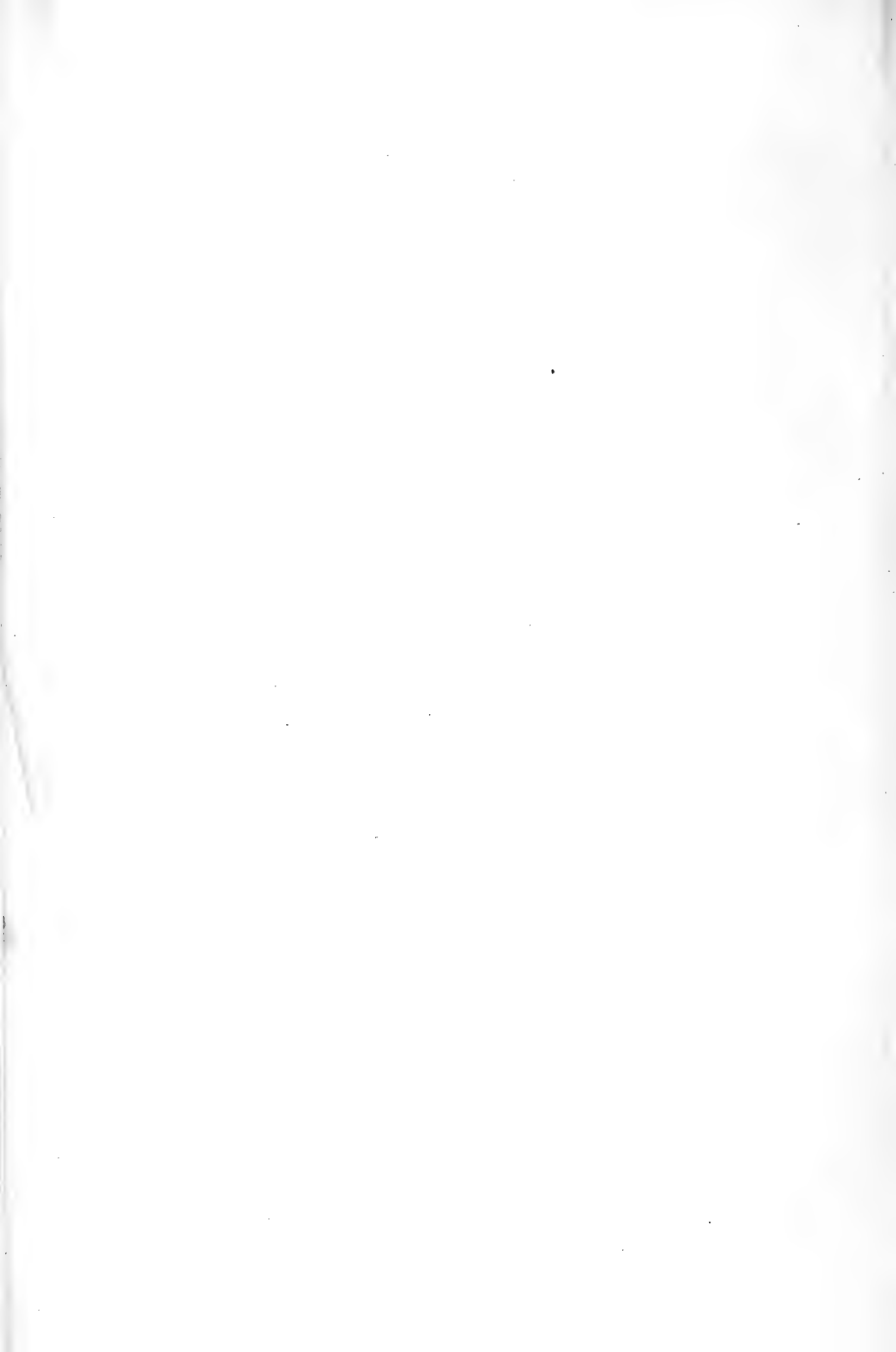




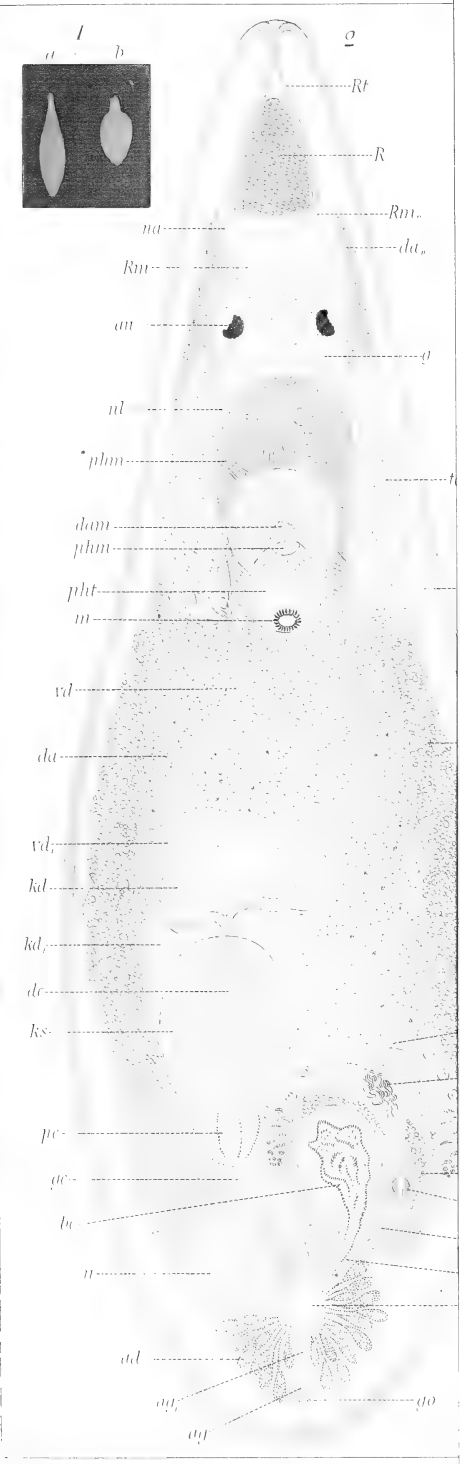




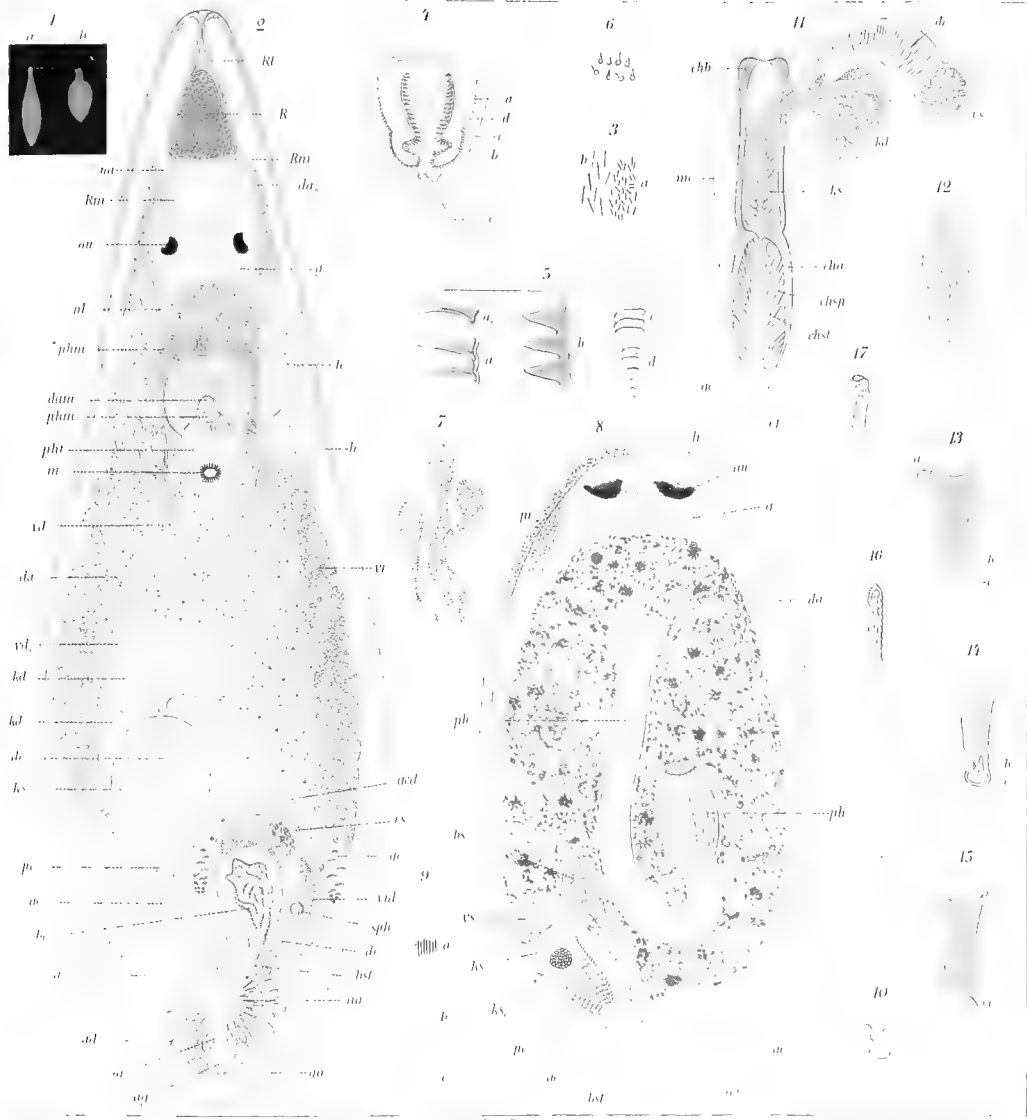














*Fig. 1.*

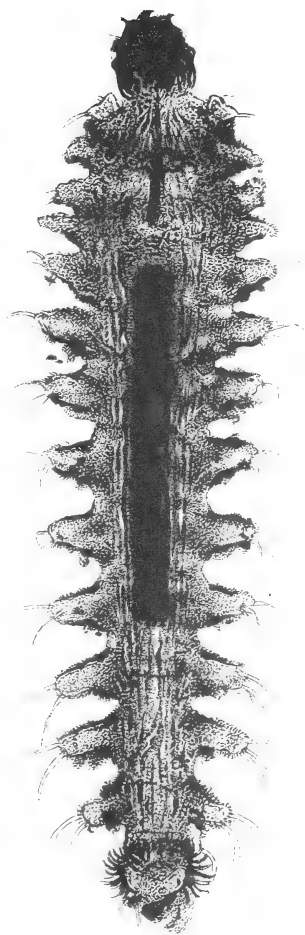




Fig. 1.

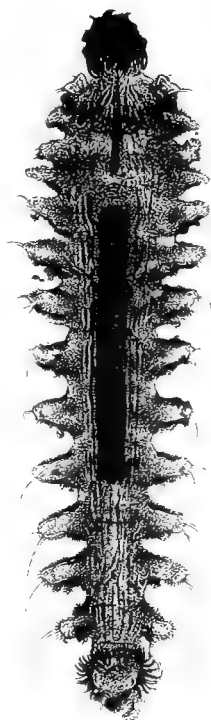


Fig. 2.

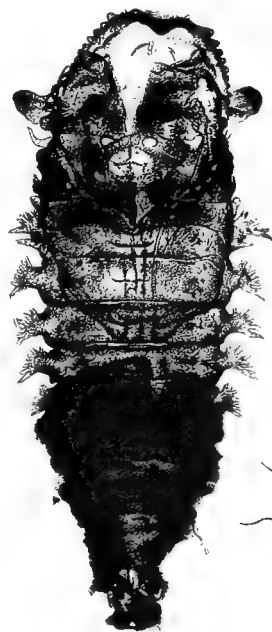


Fig. 3.

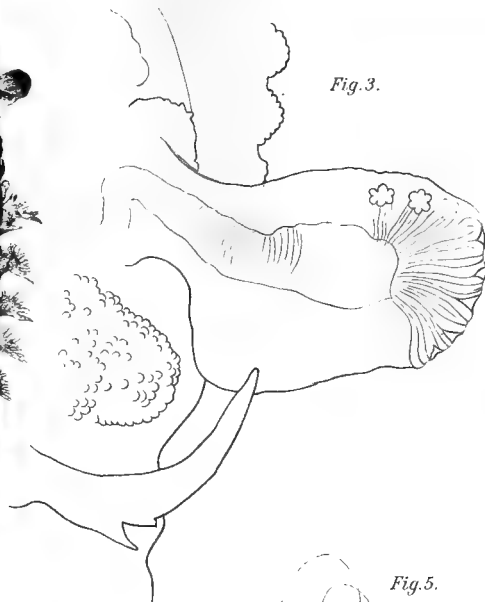


Fig. 5.

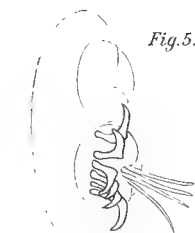
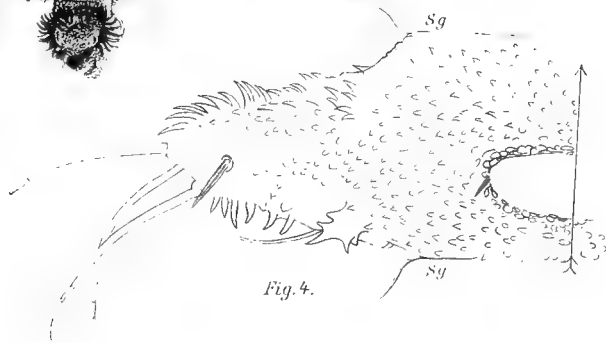


Fig. 6.

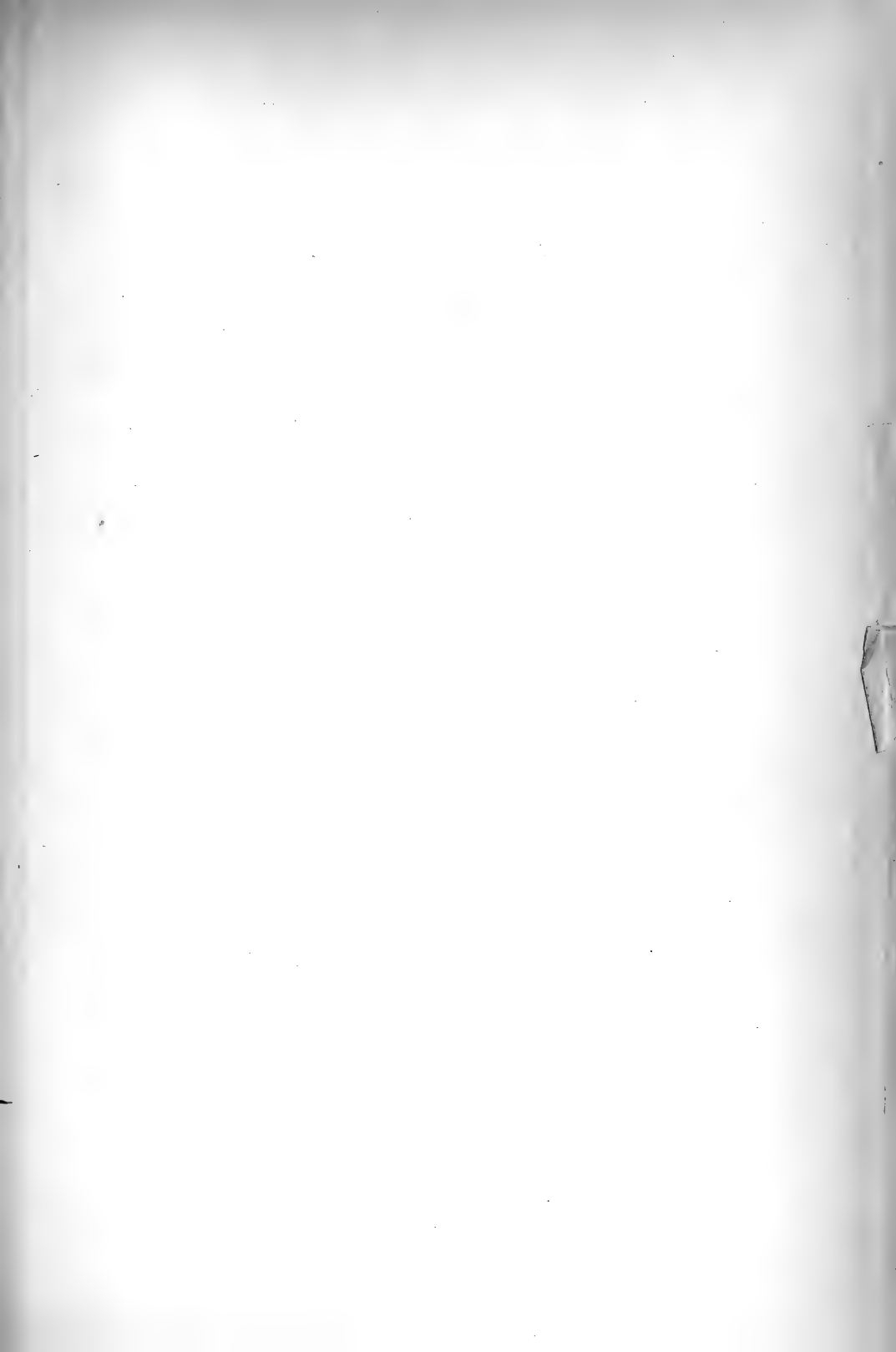


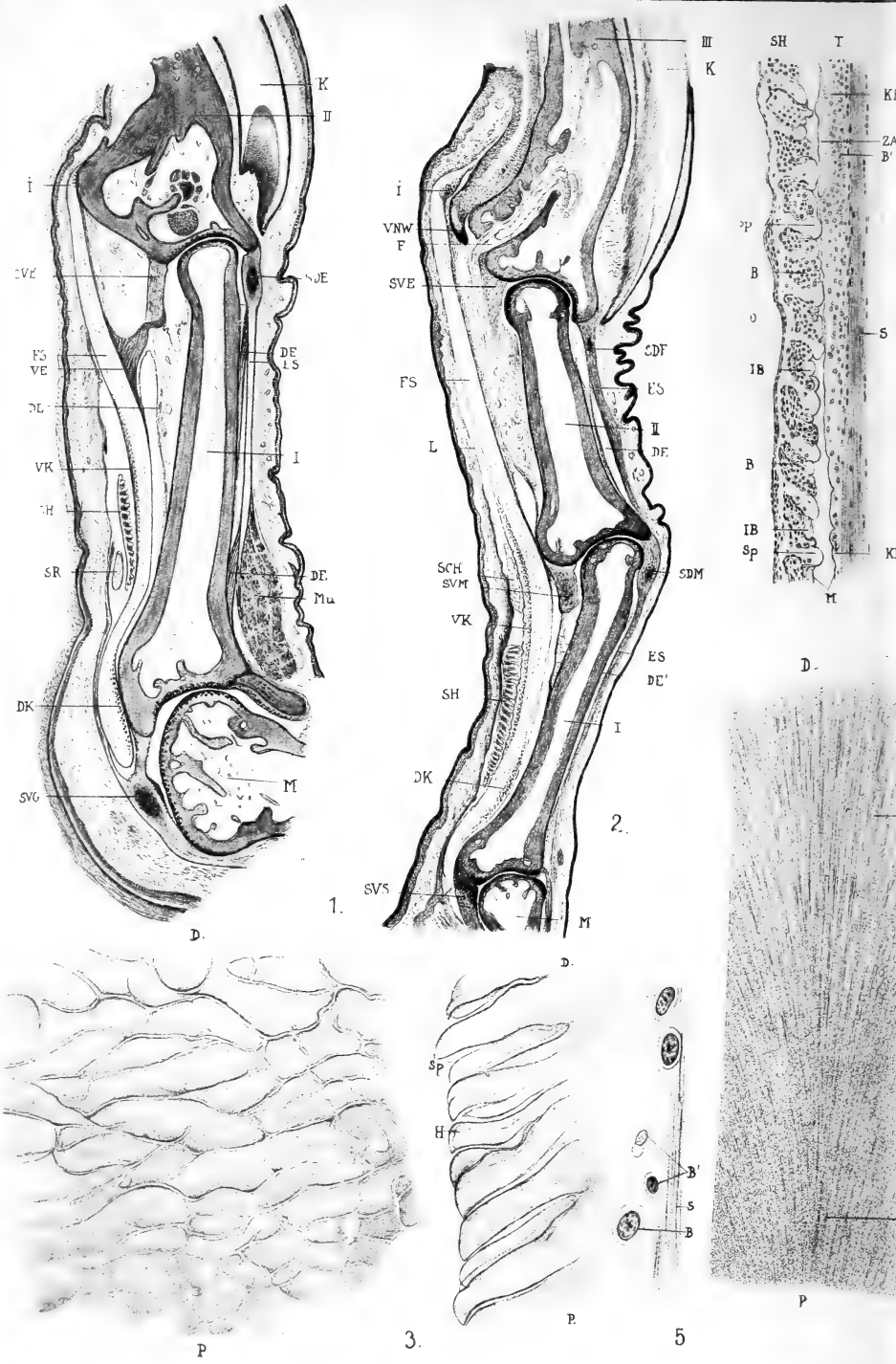
Fig. 4.

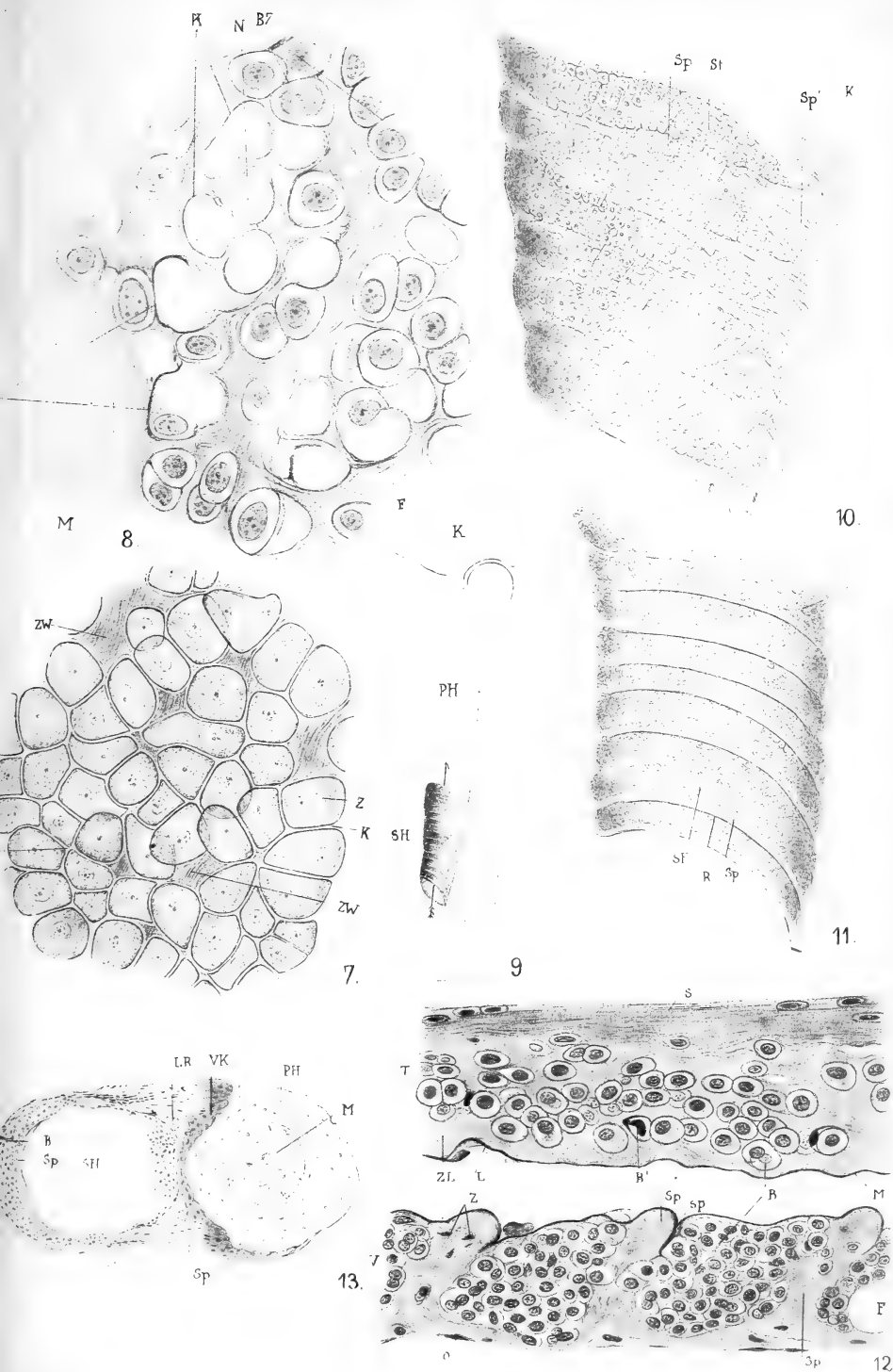




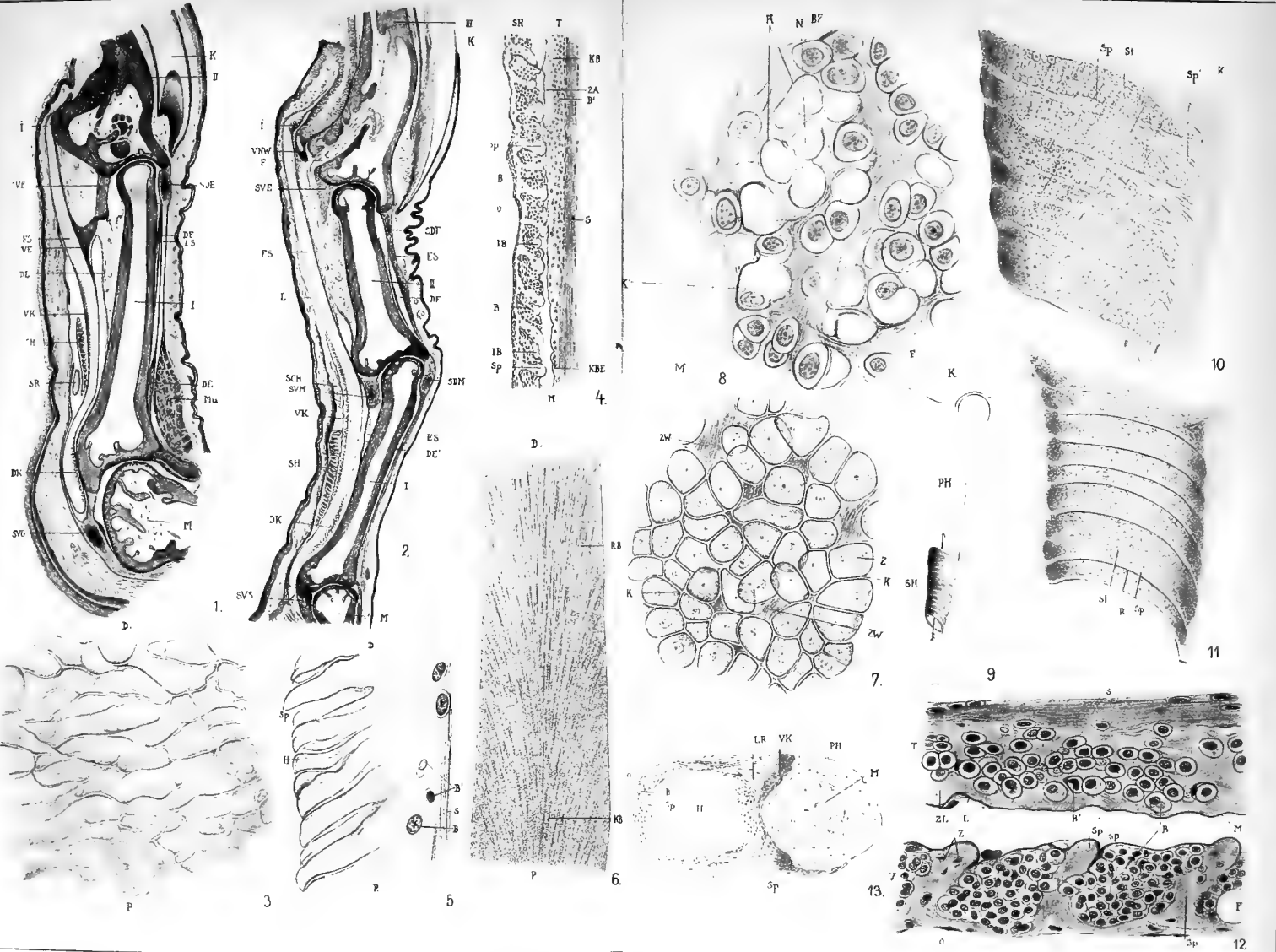






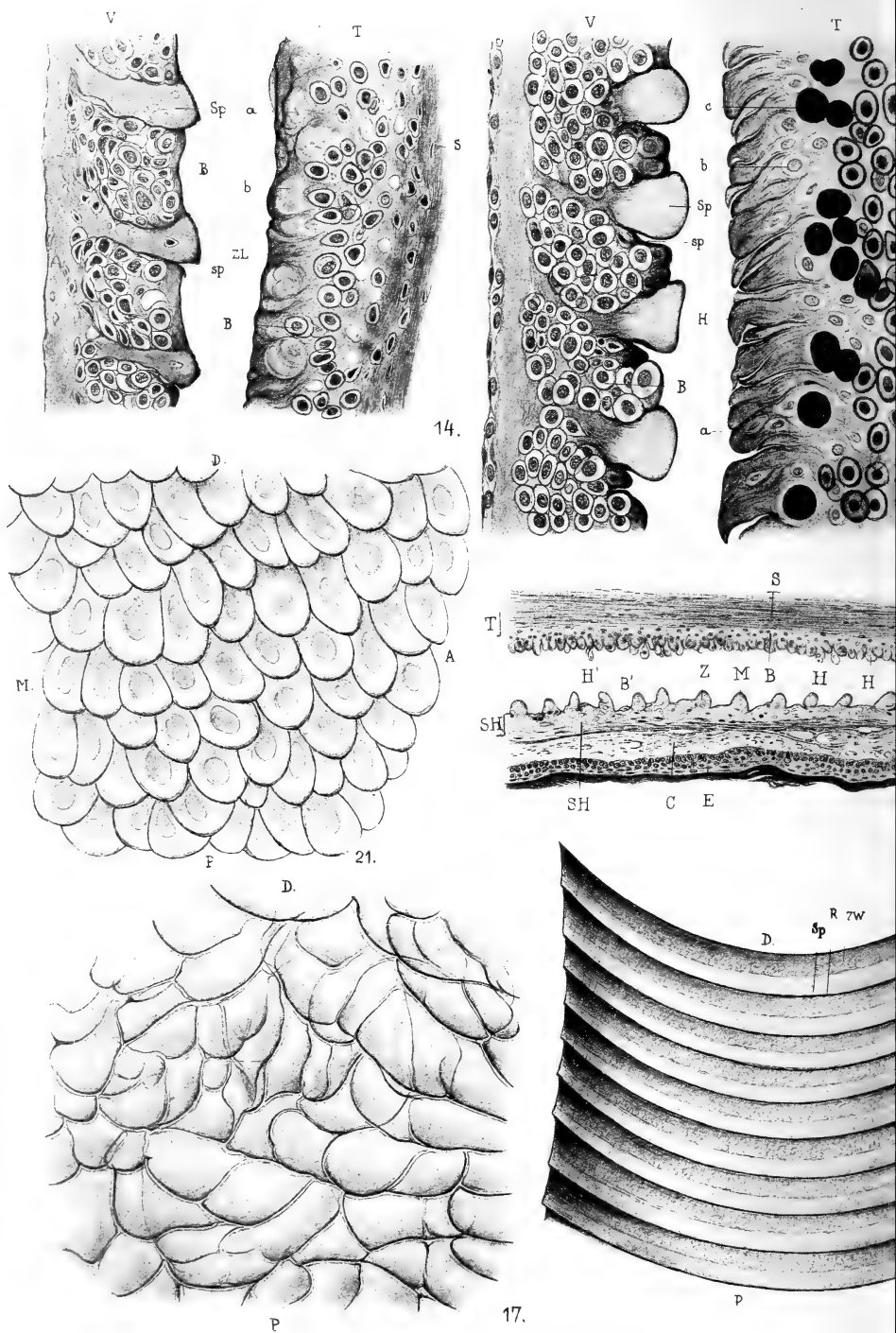




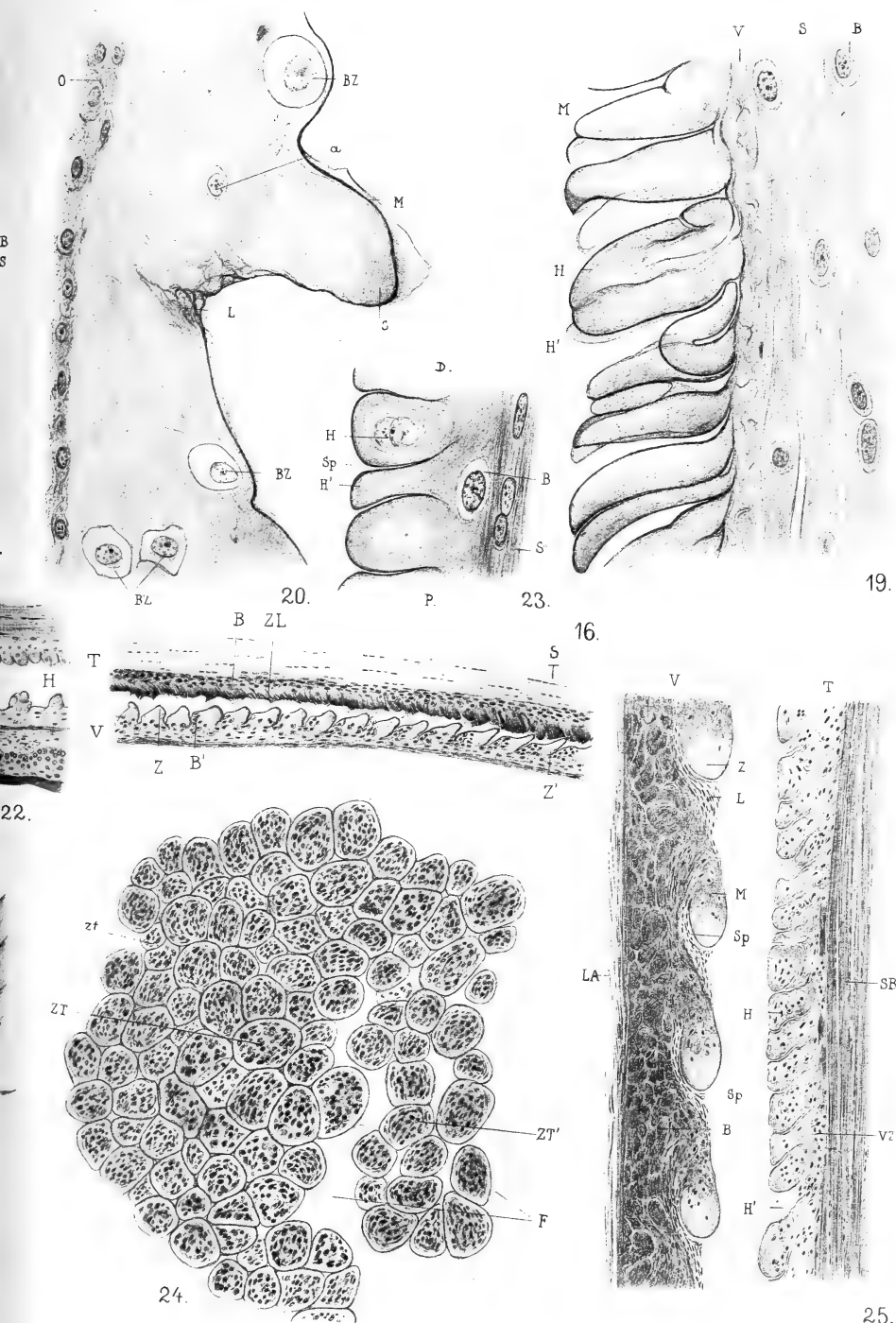




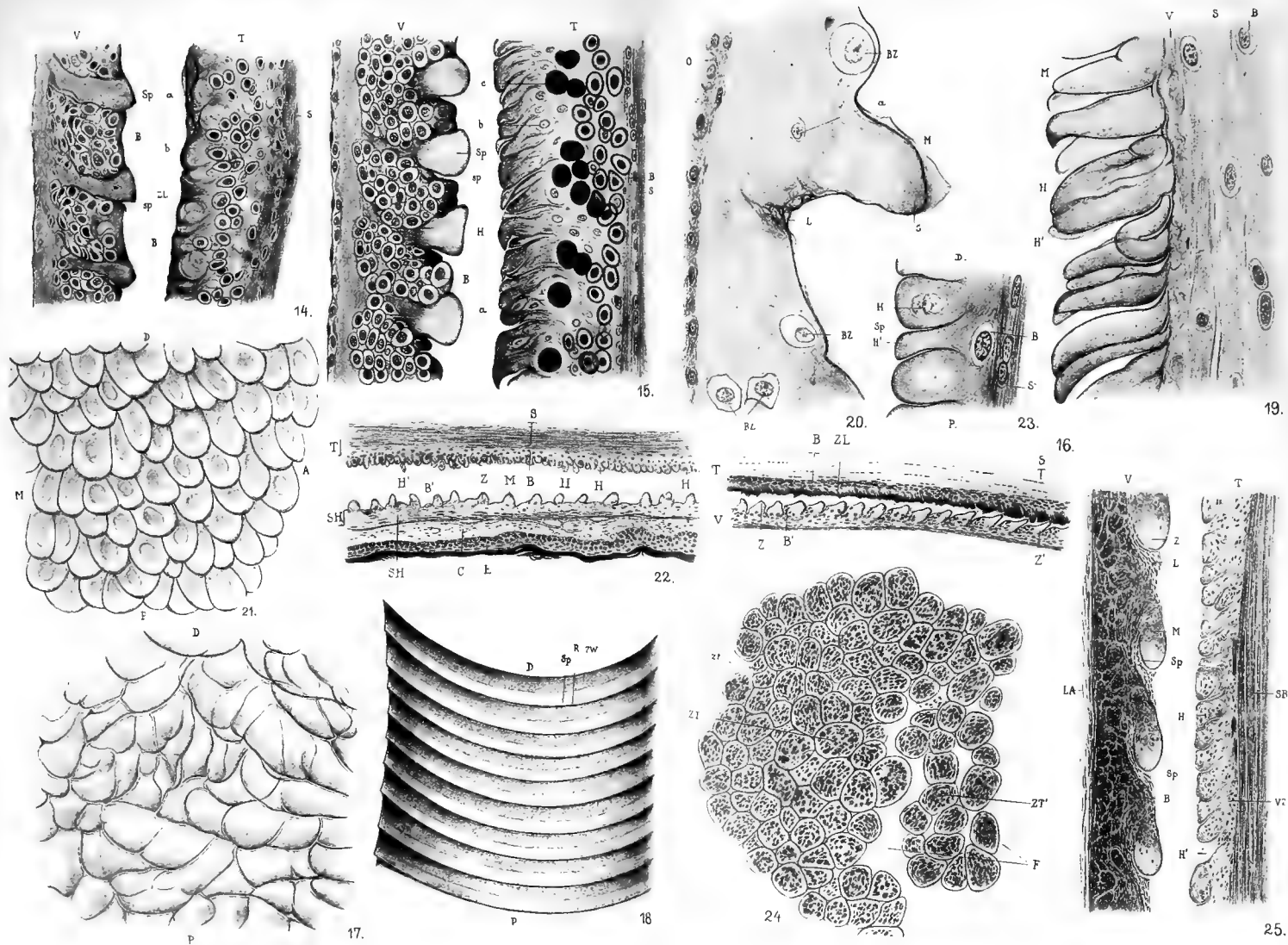




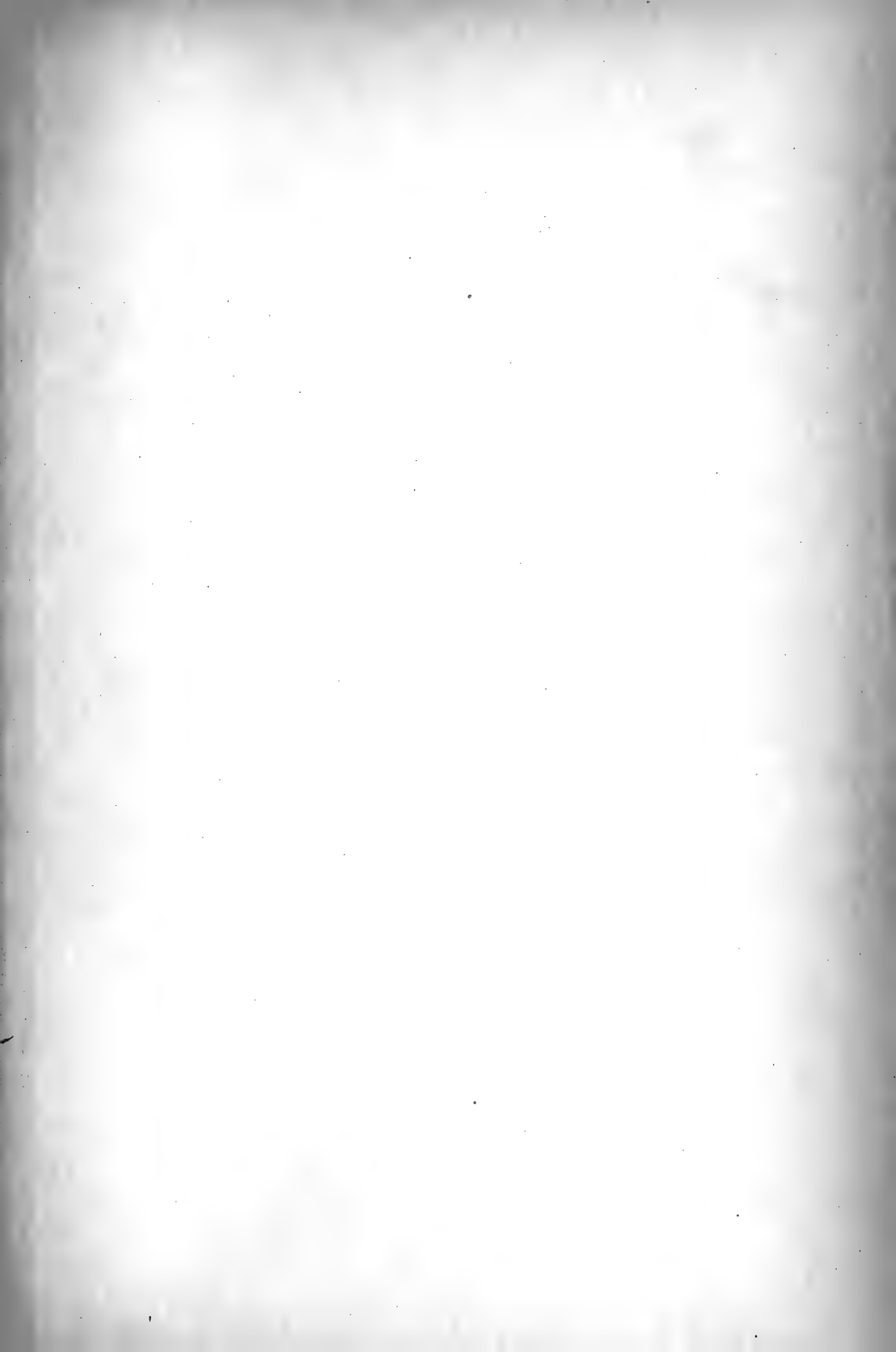


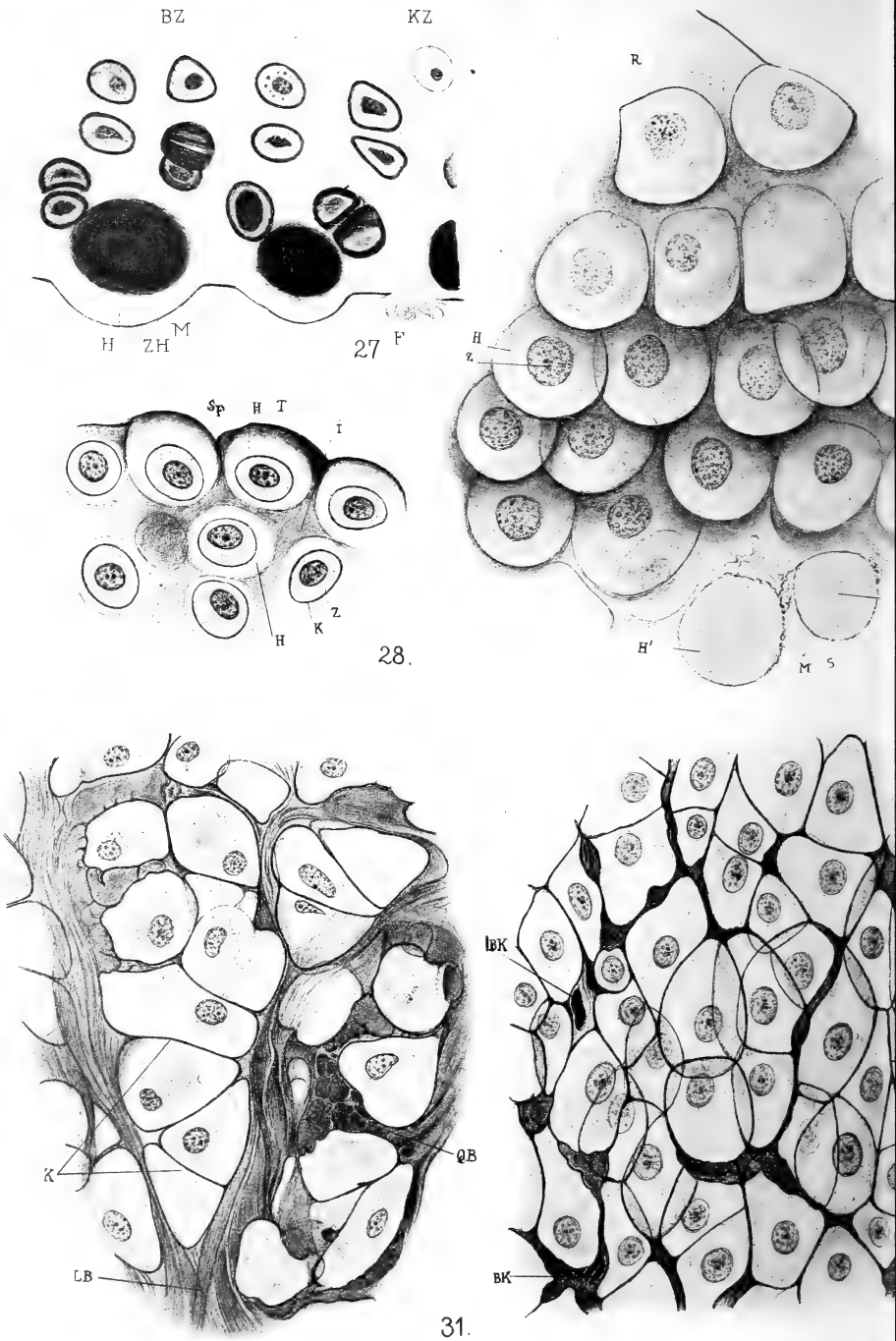


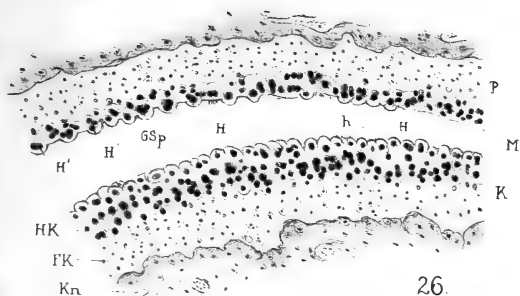




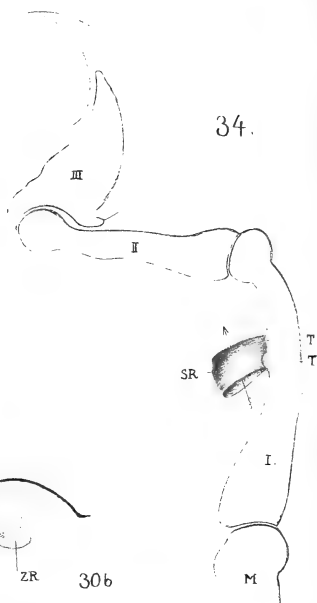




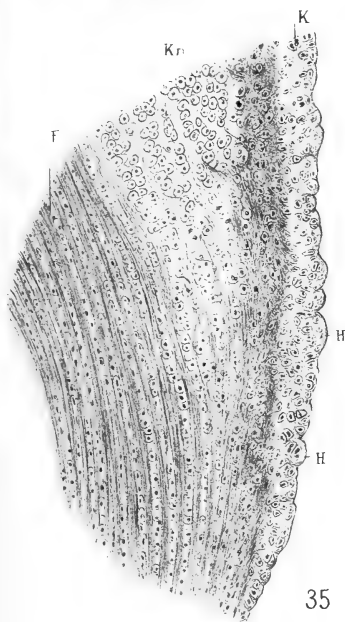




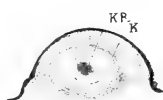
26.



34.



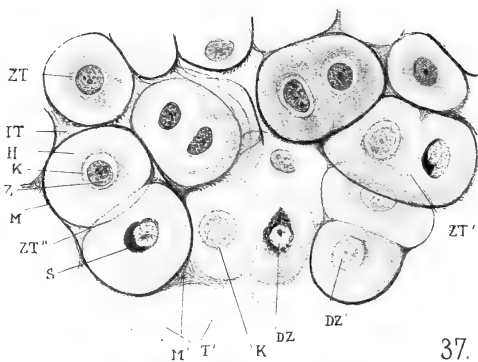
35



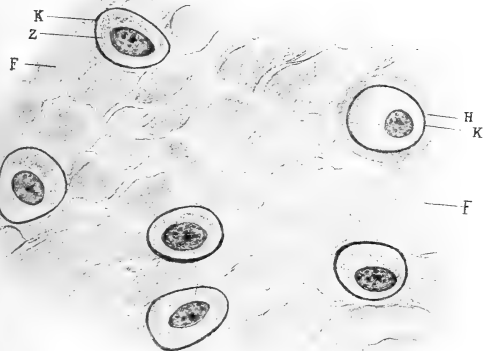
30 a



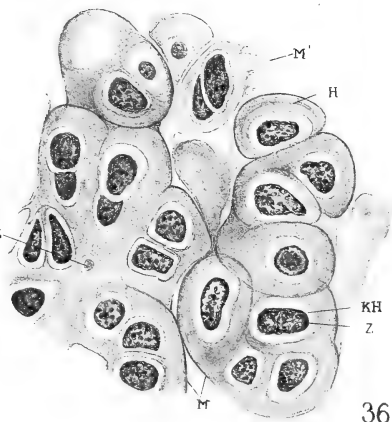
30b



37.



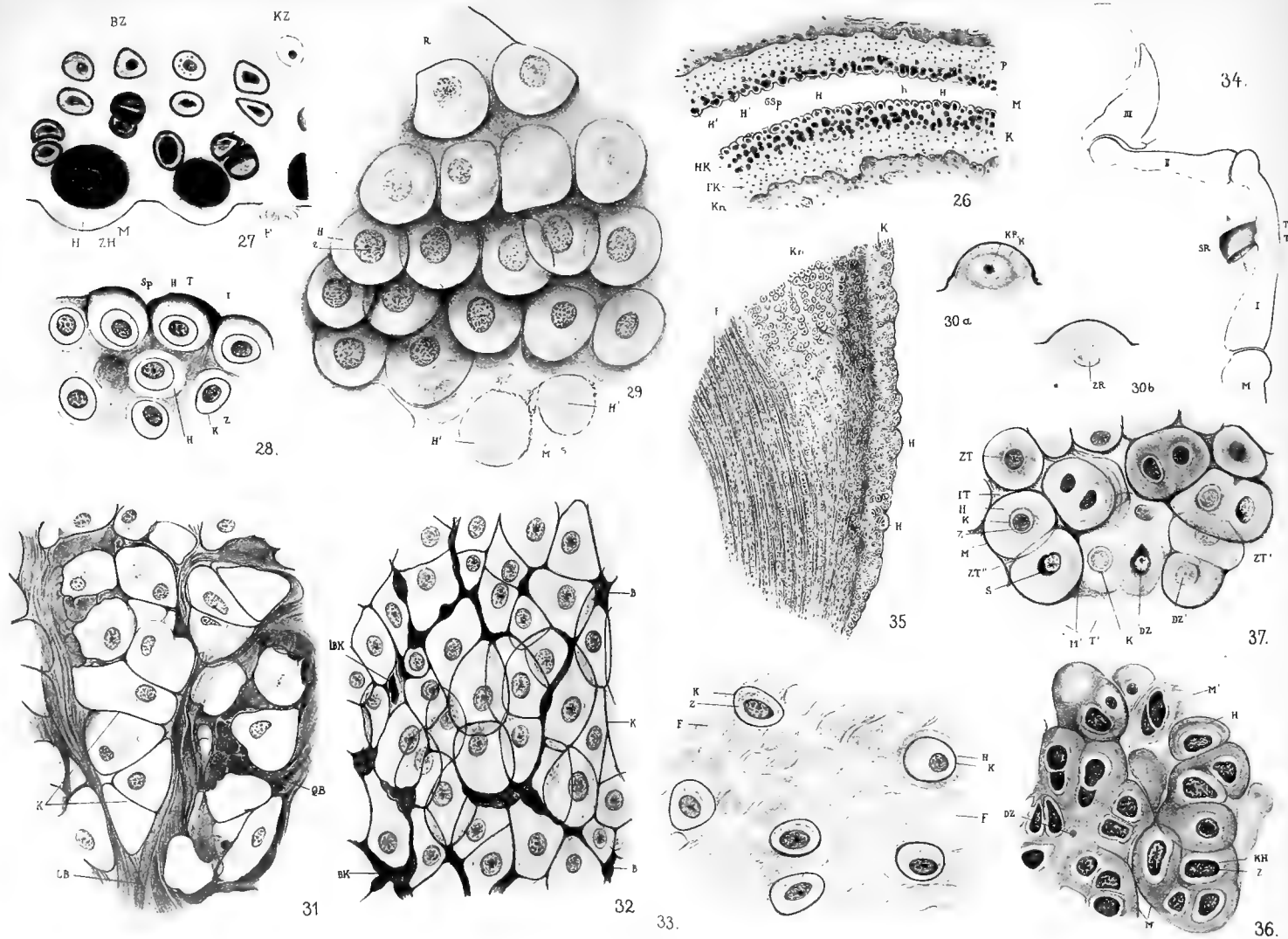
33.



36.



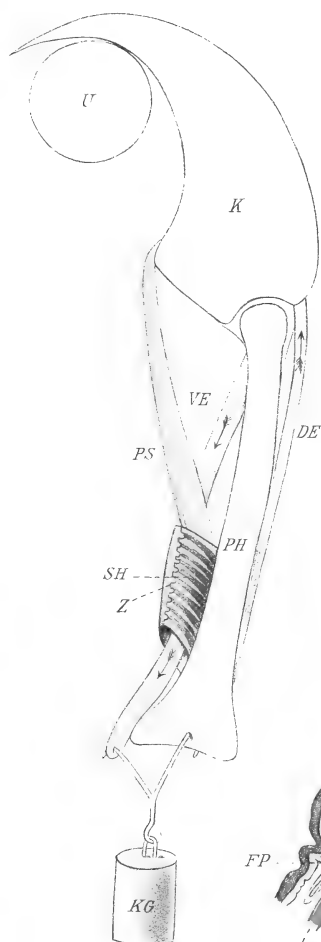




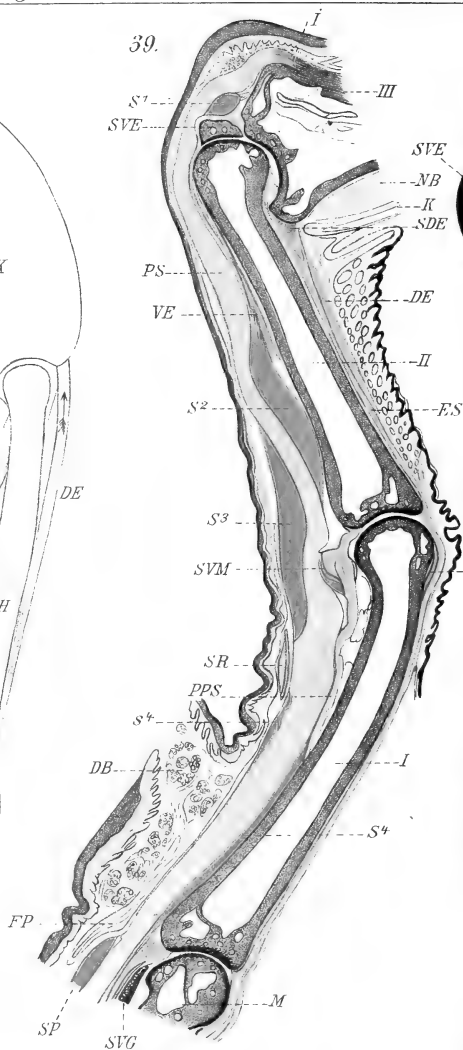




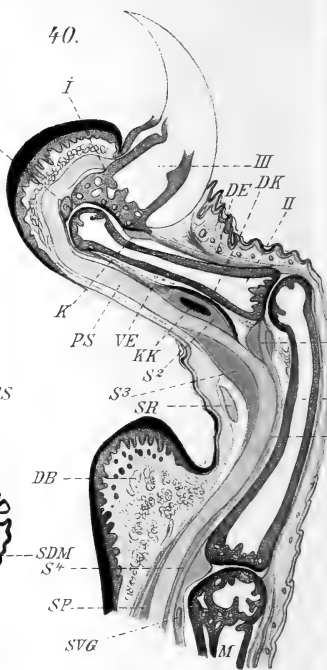
38.



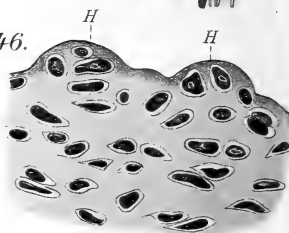
39.



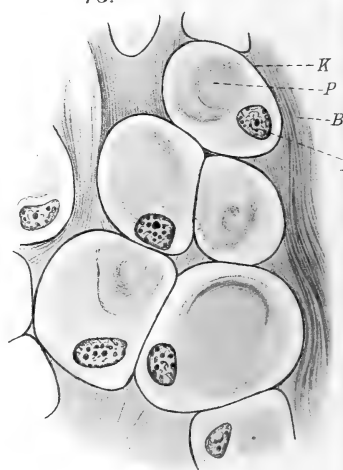
40.



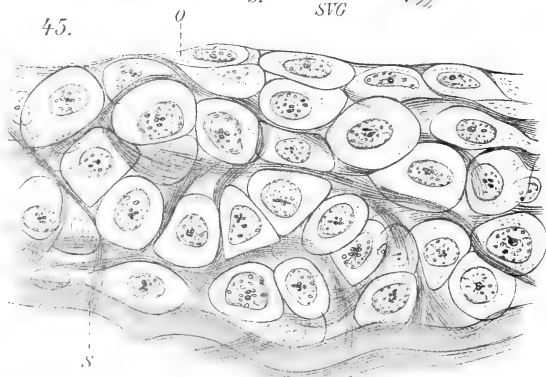
46.

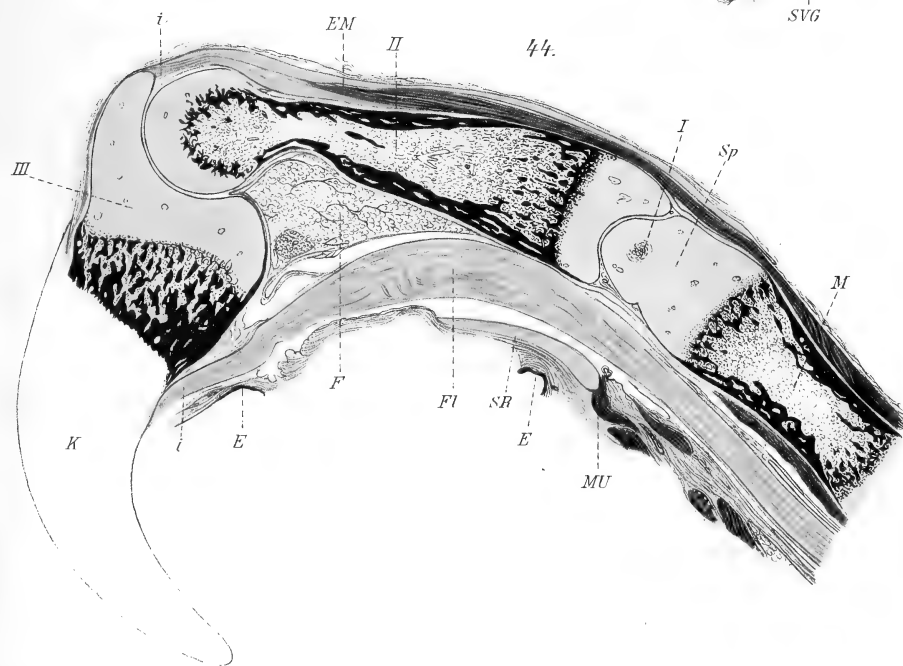
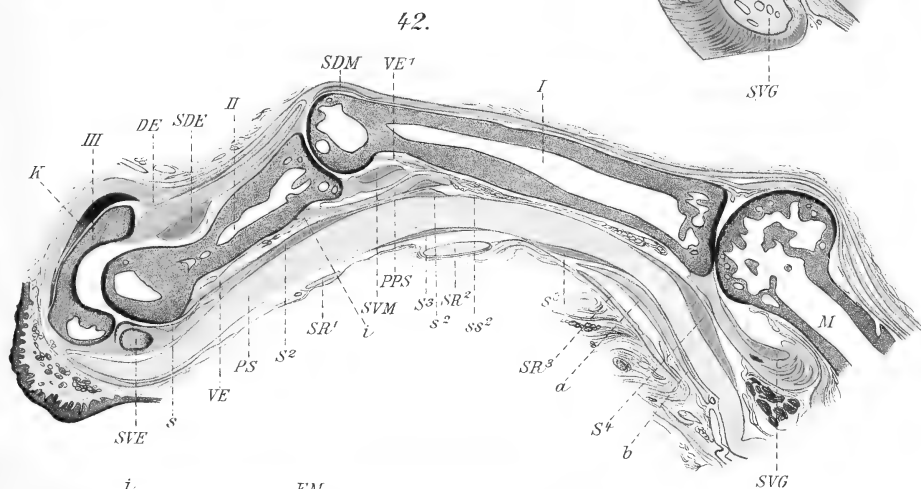
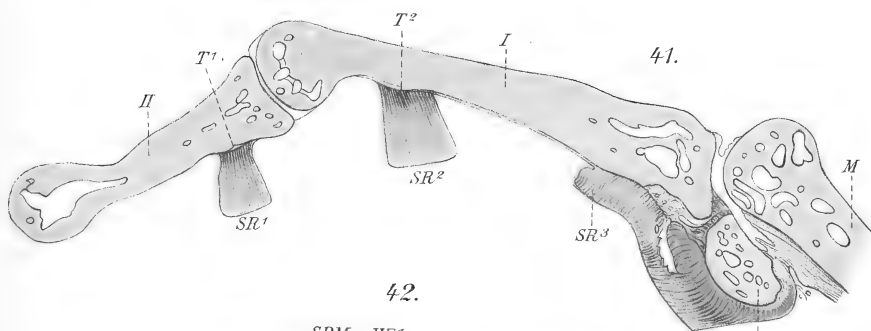


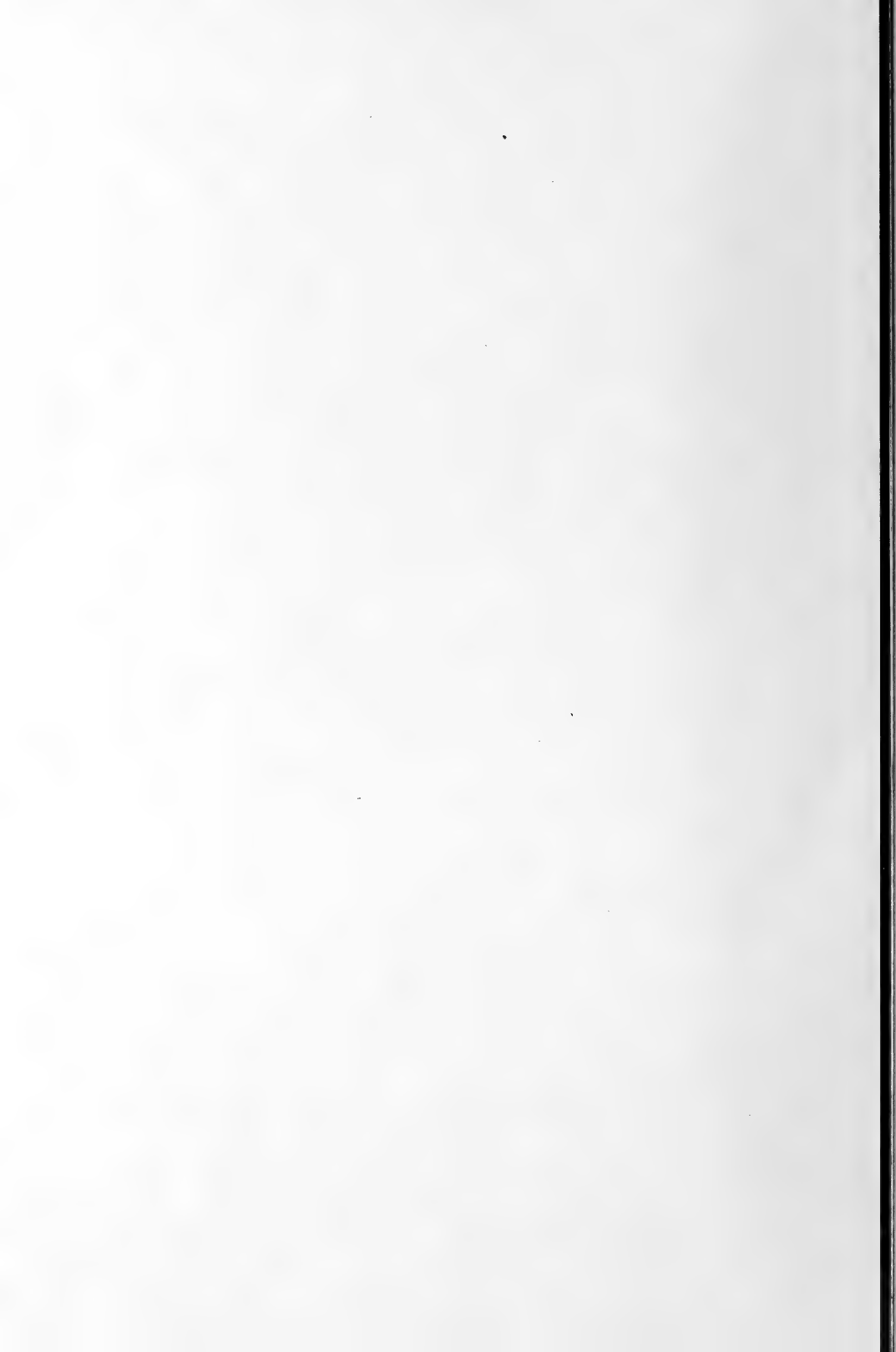
43.



45.





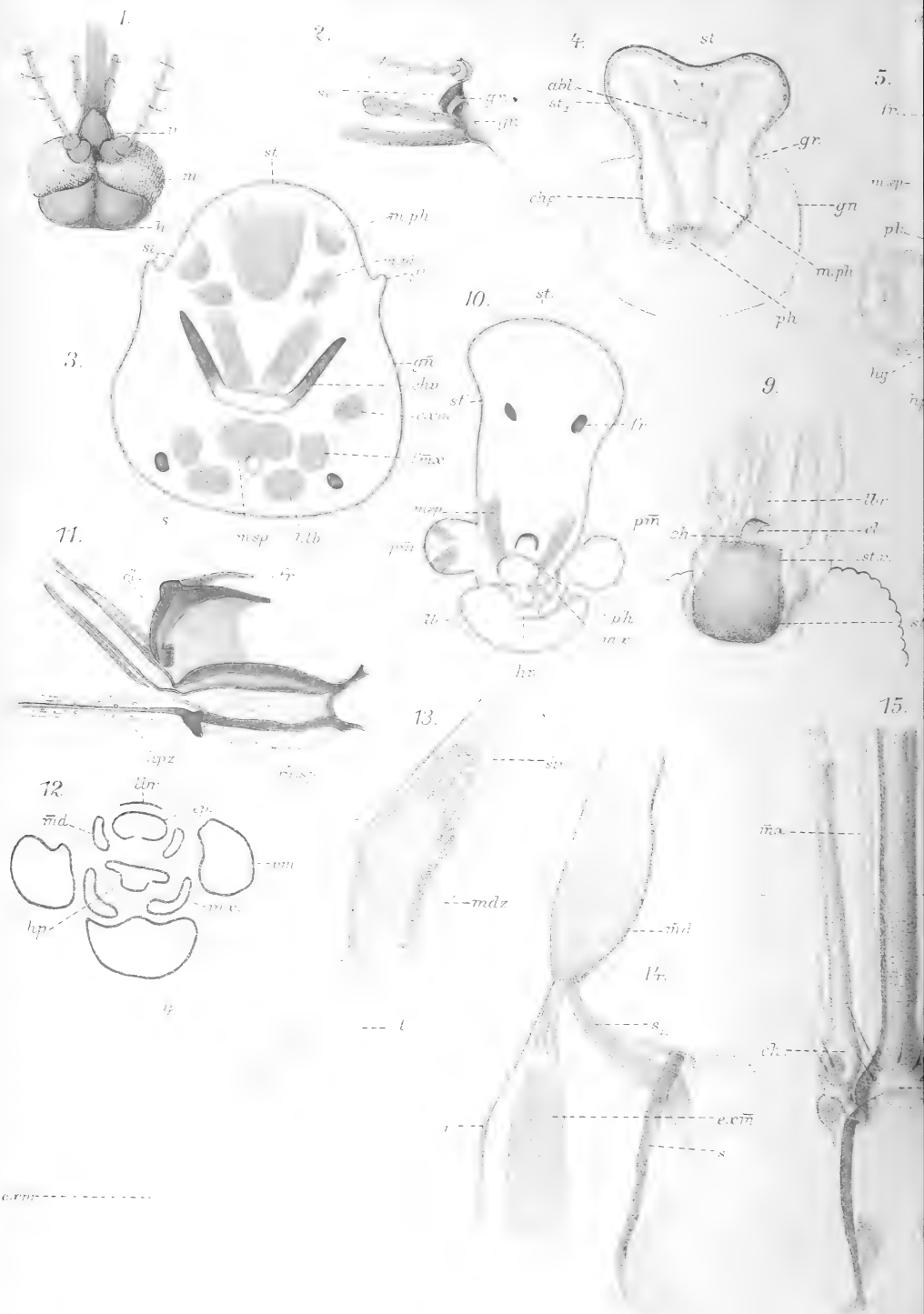


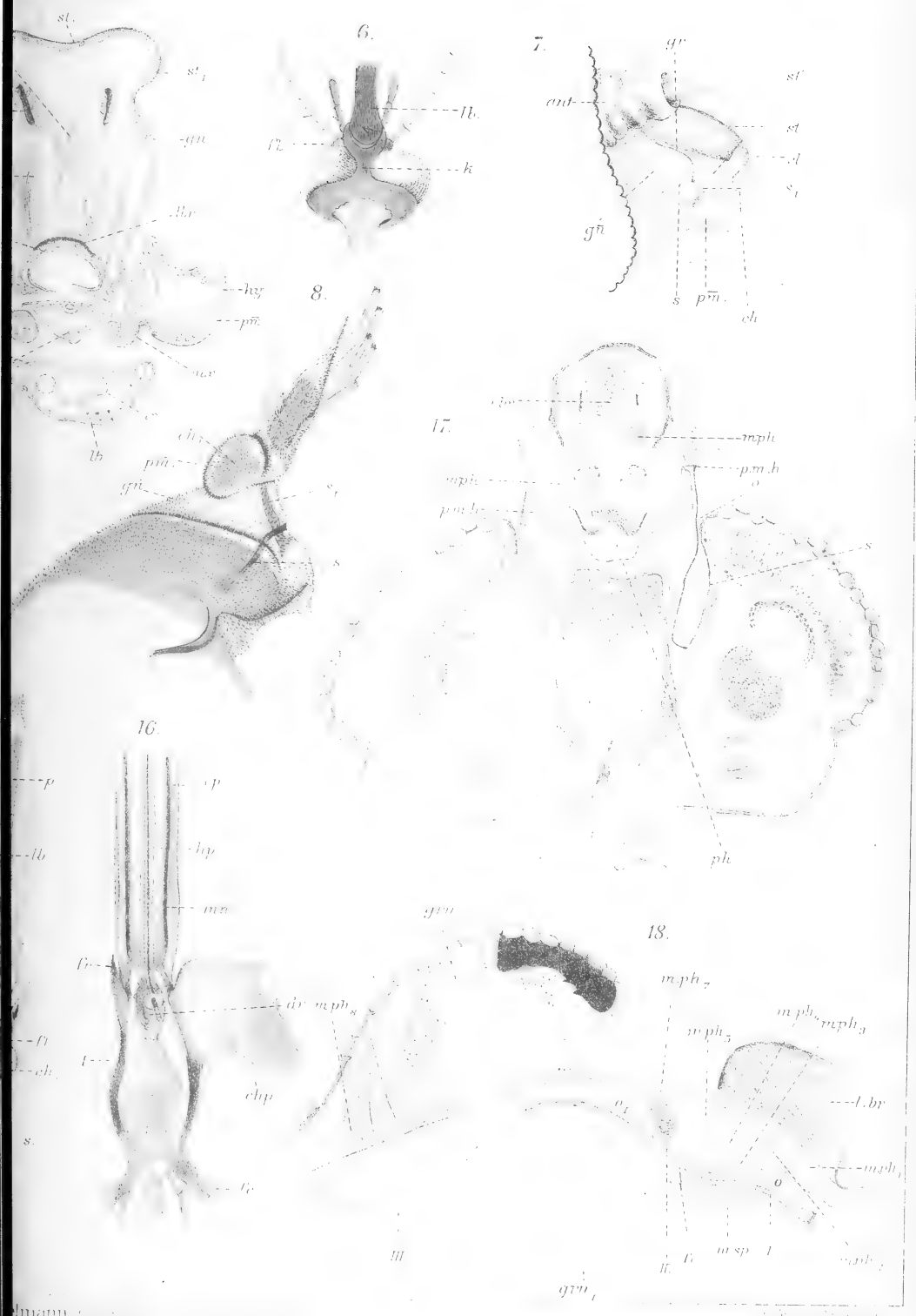




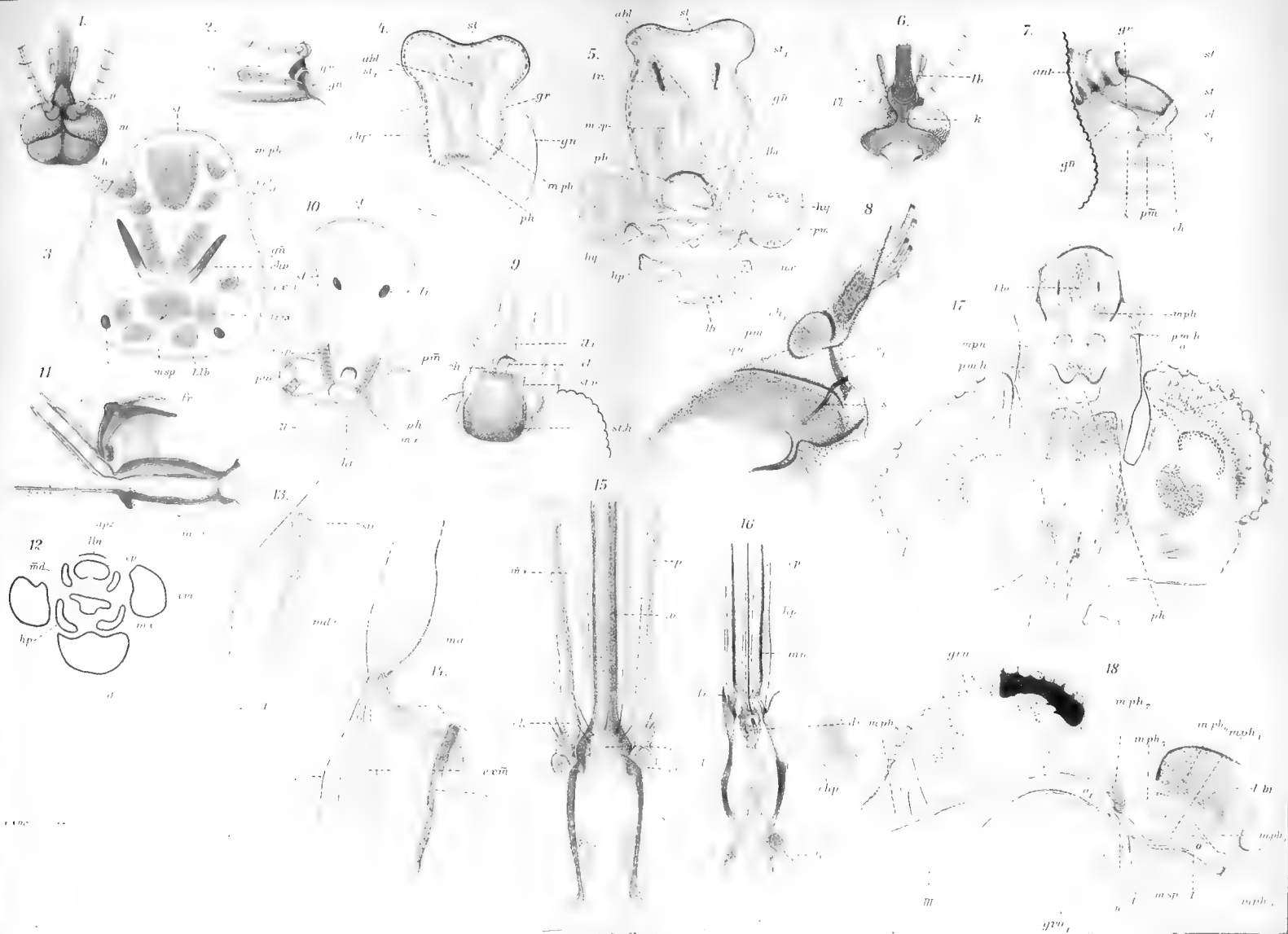




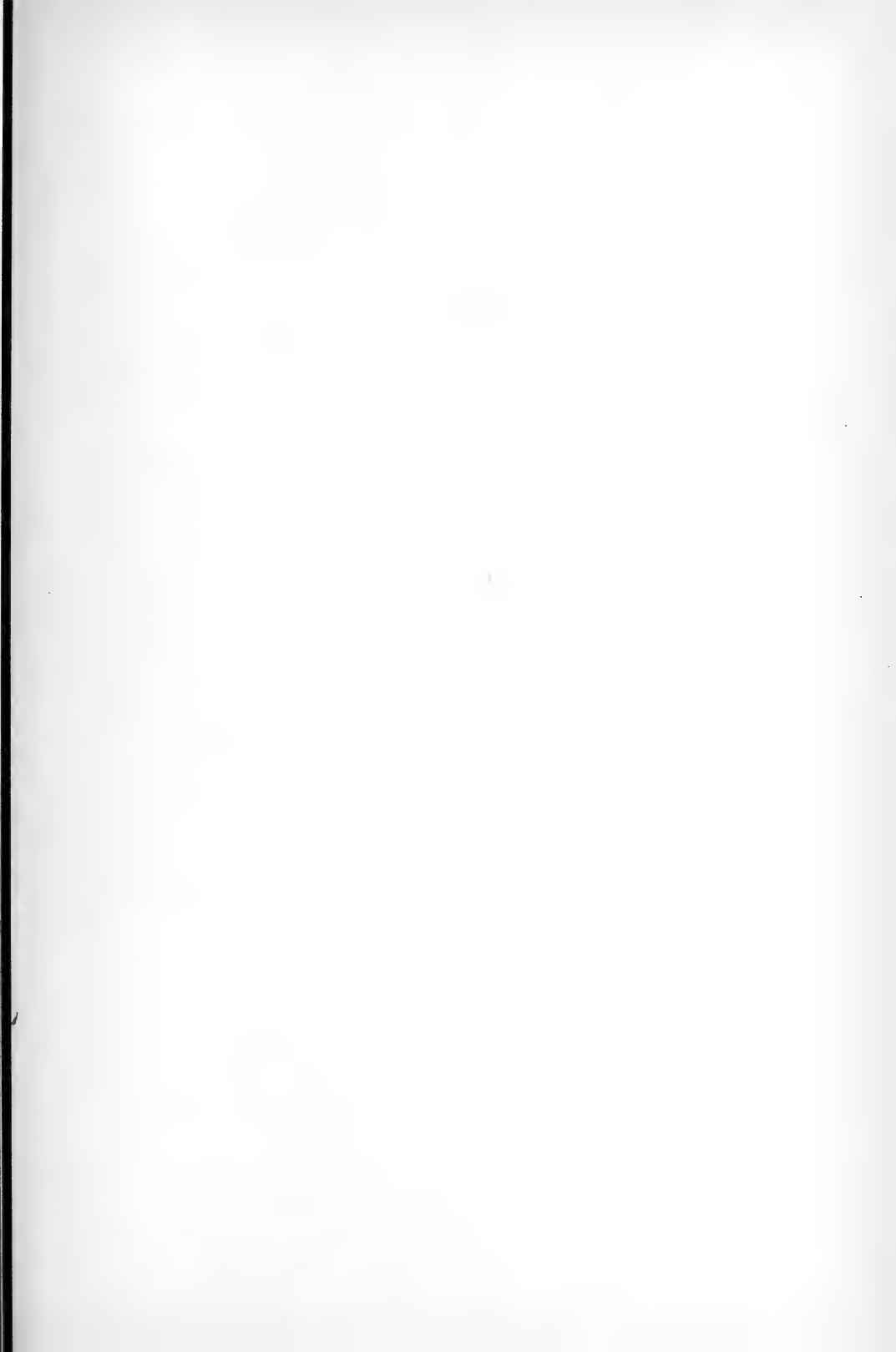




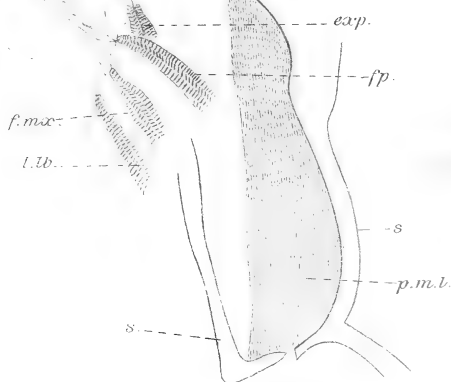




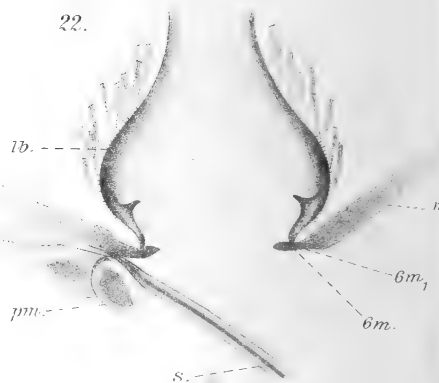




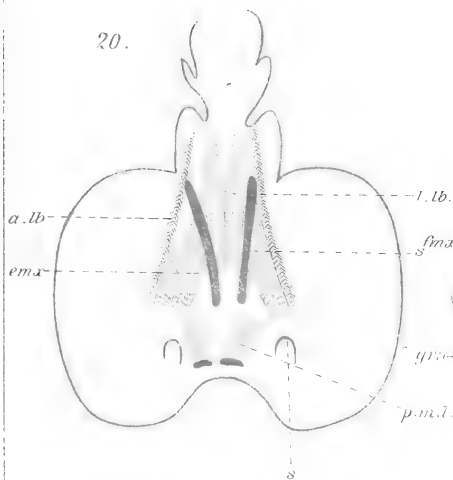
19.



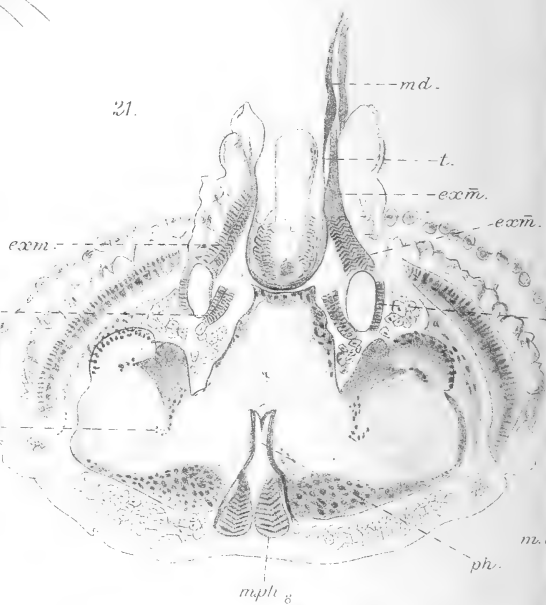
22.



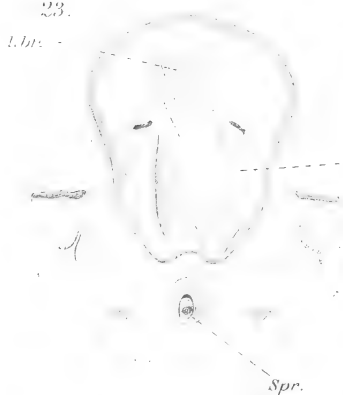
20.



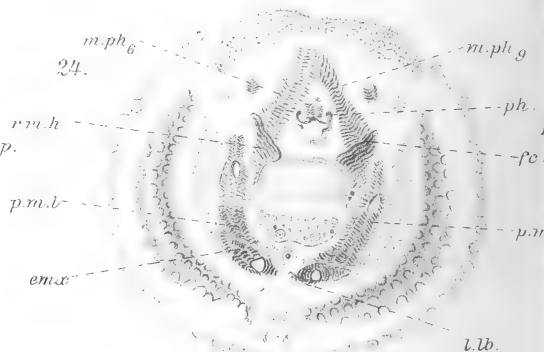
21.



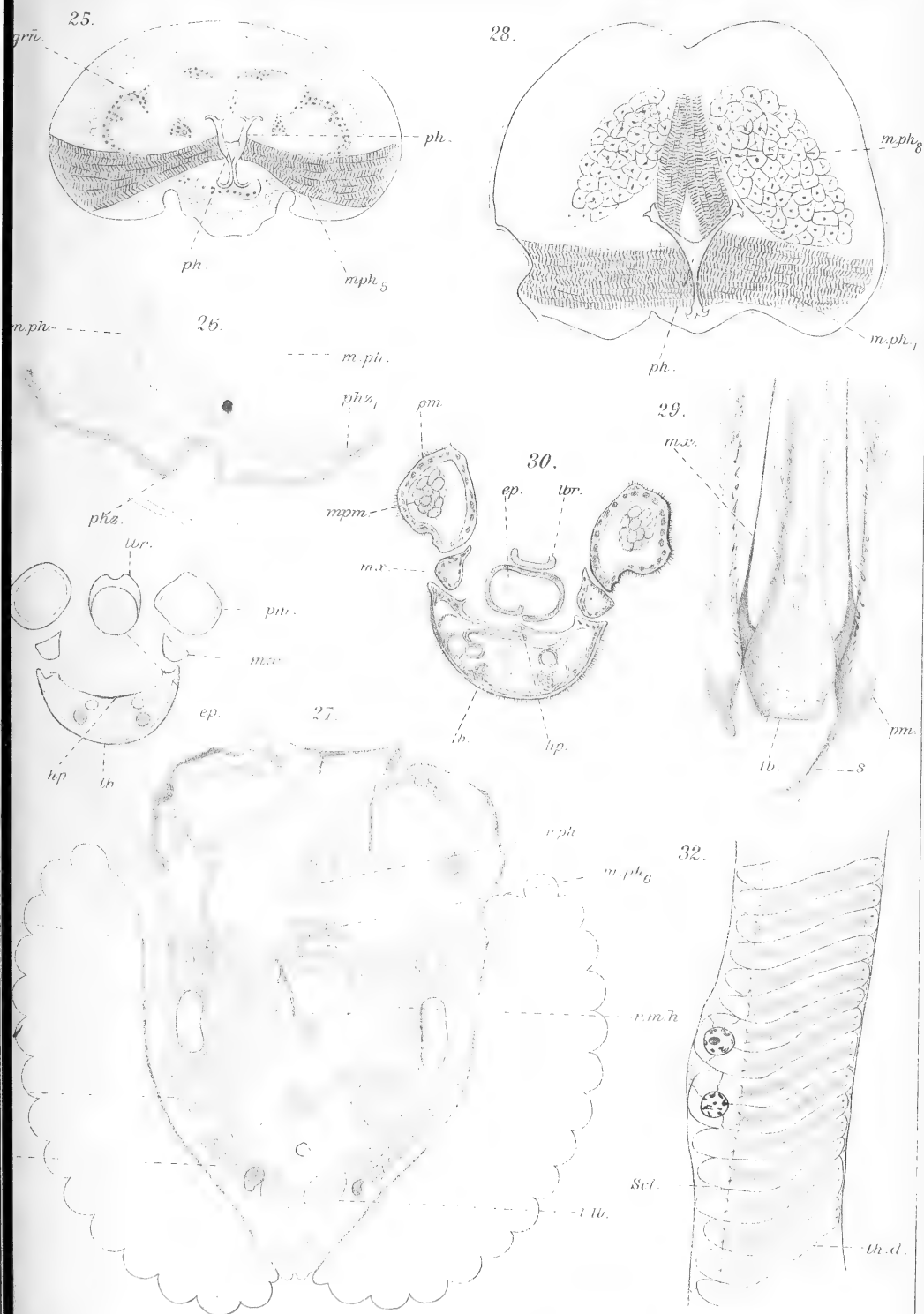
23.



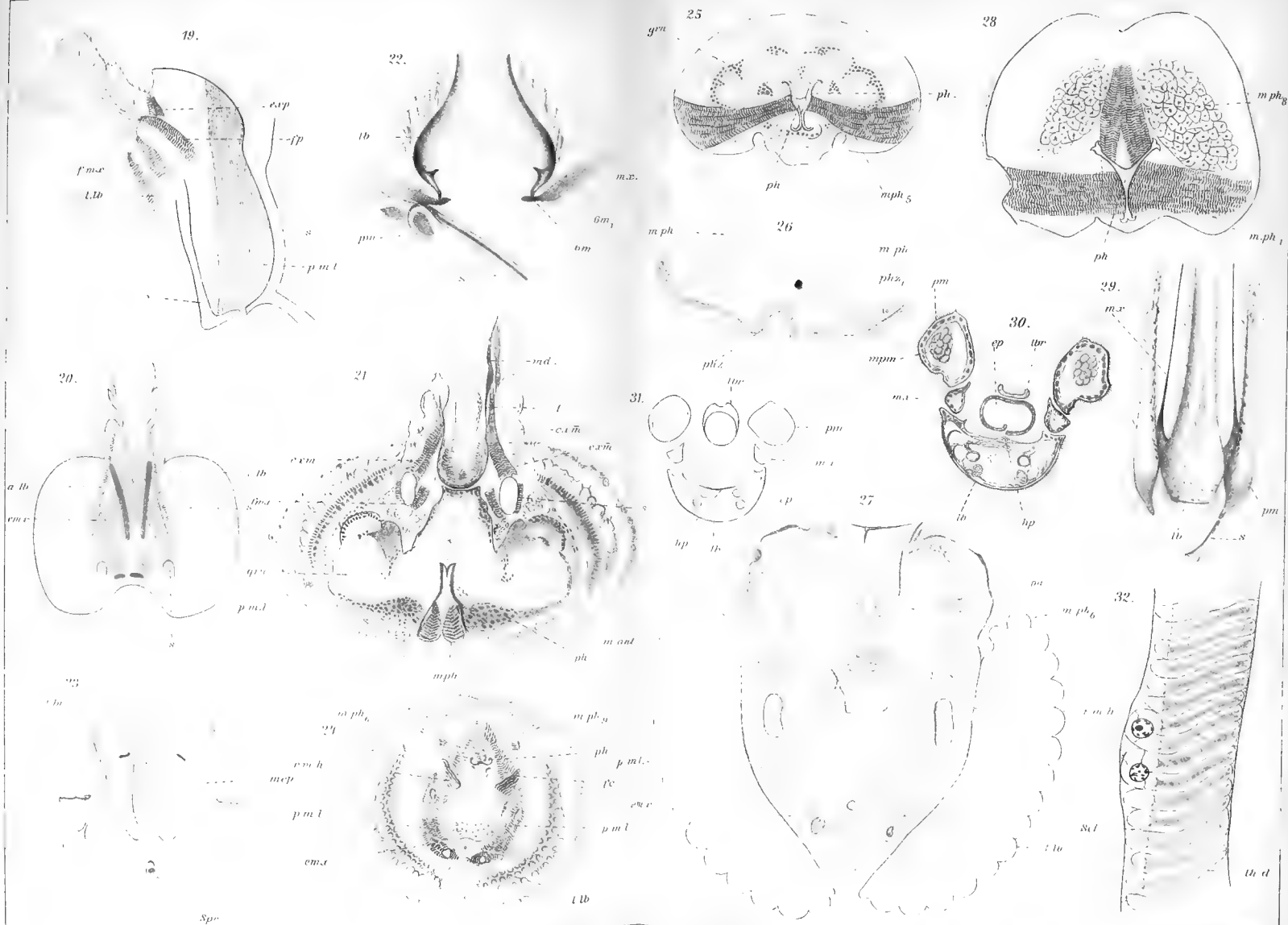
24.



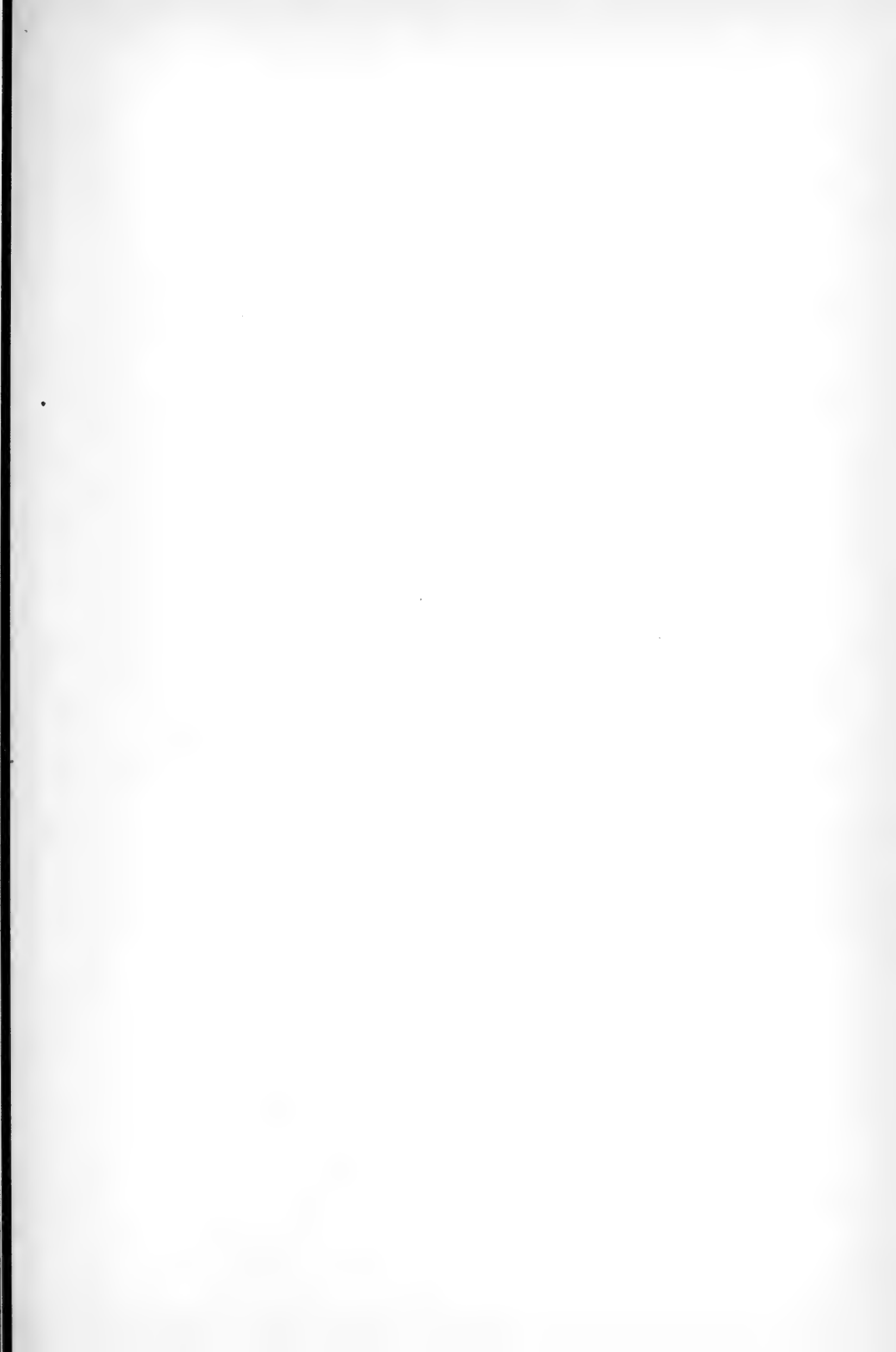








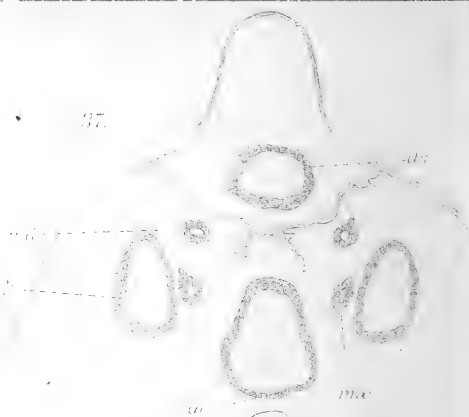




33.



37.



34.



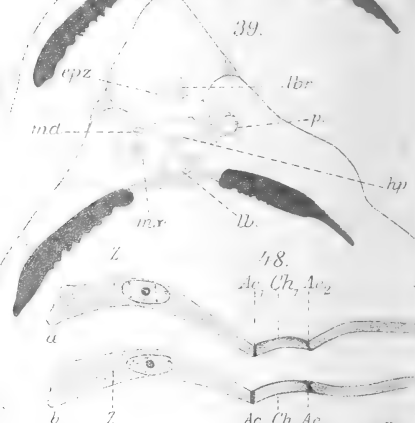
38.



35.



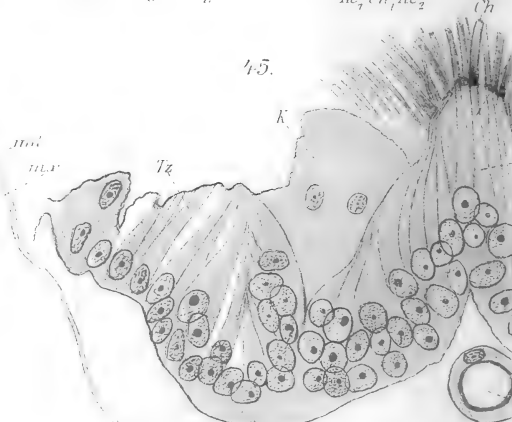
39.

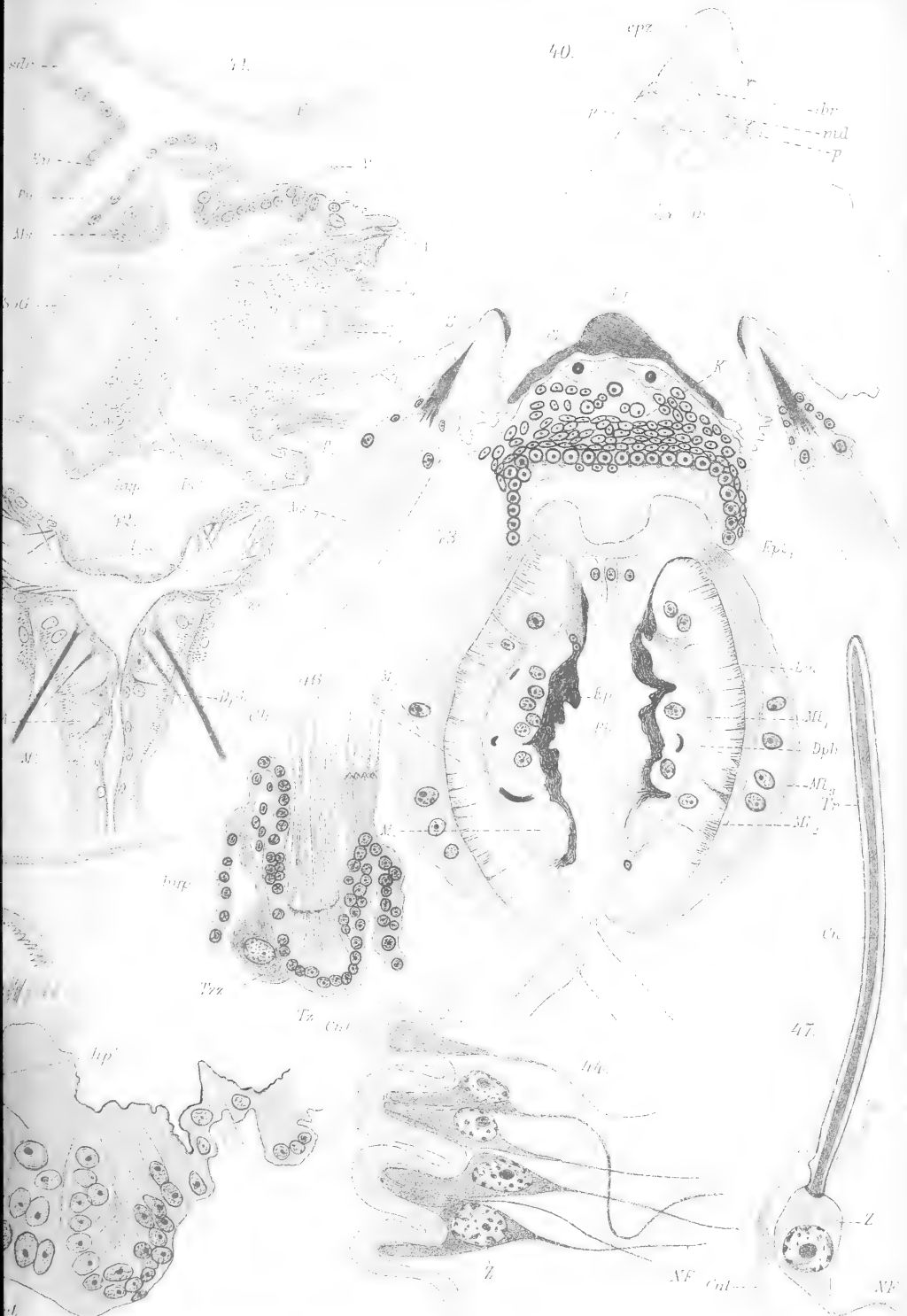


36.



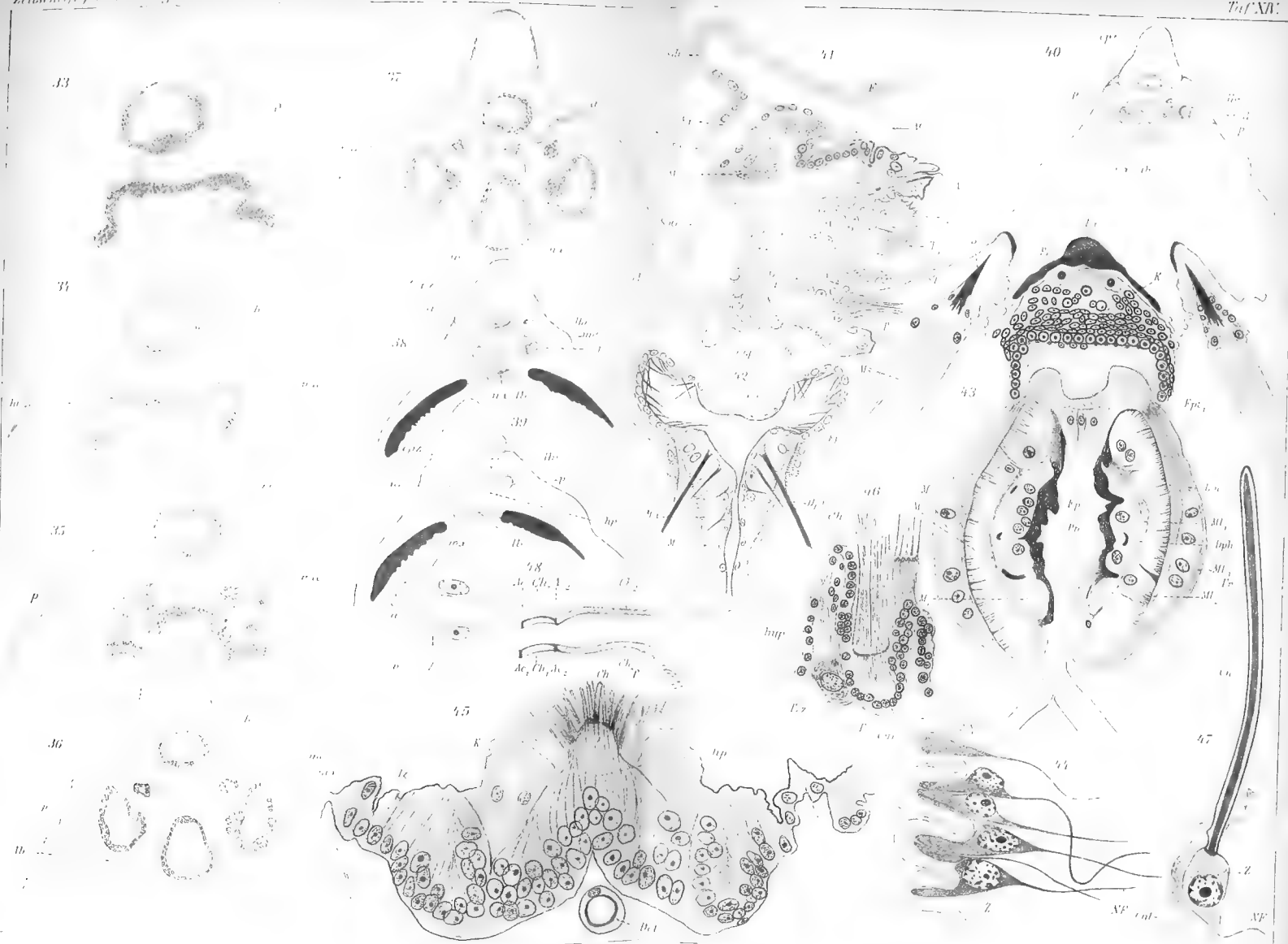
45.



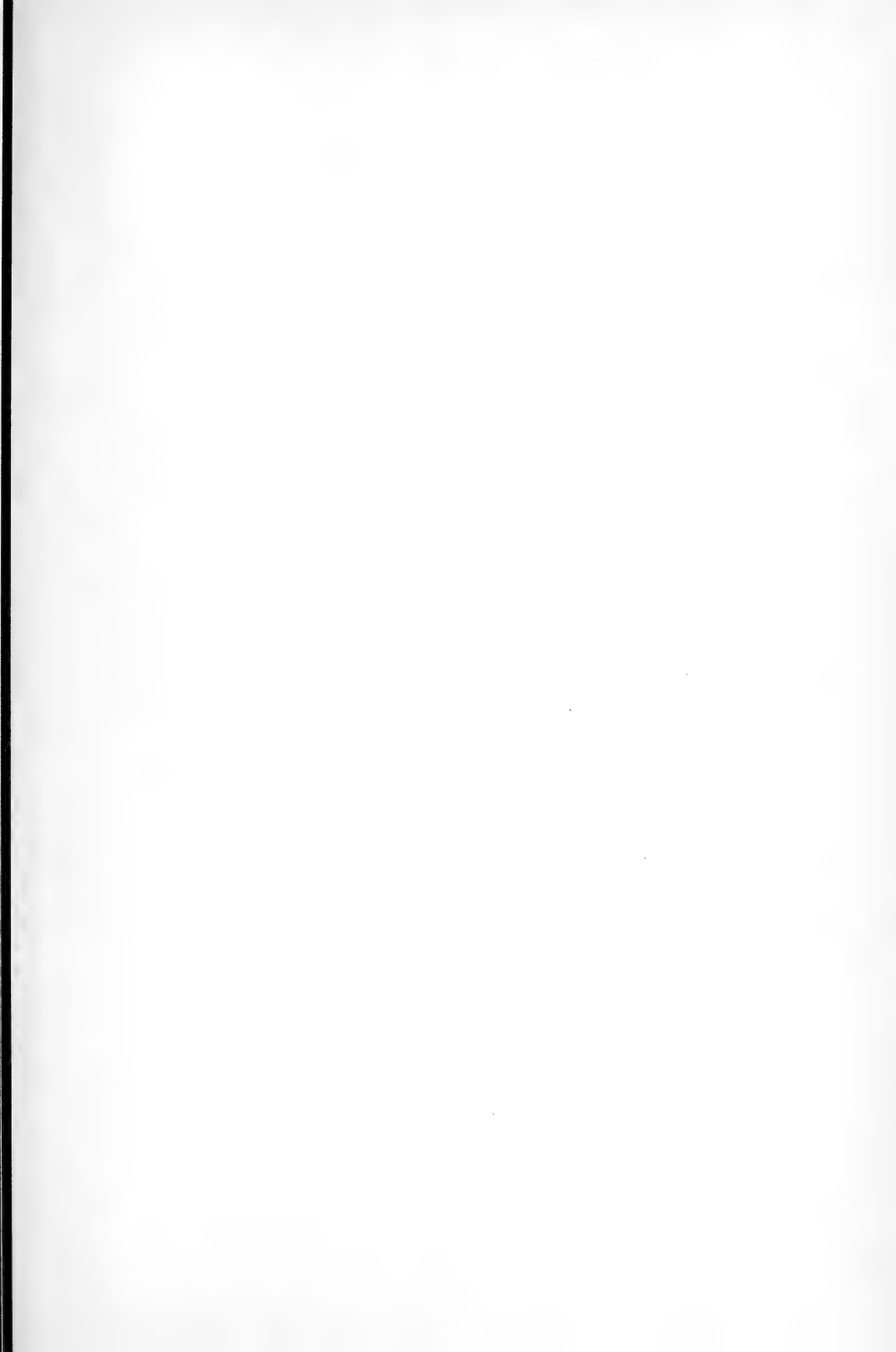




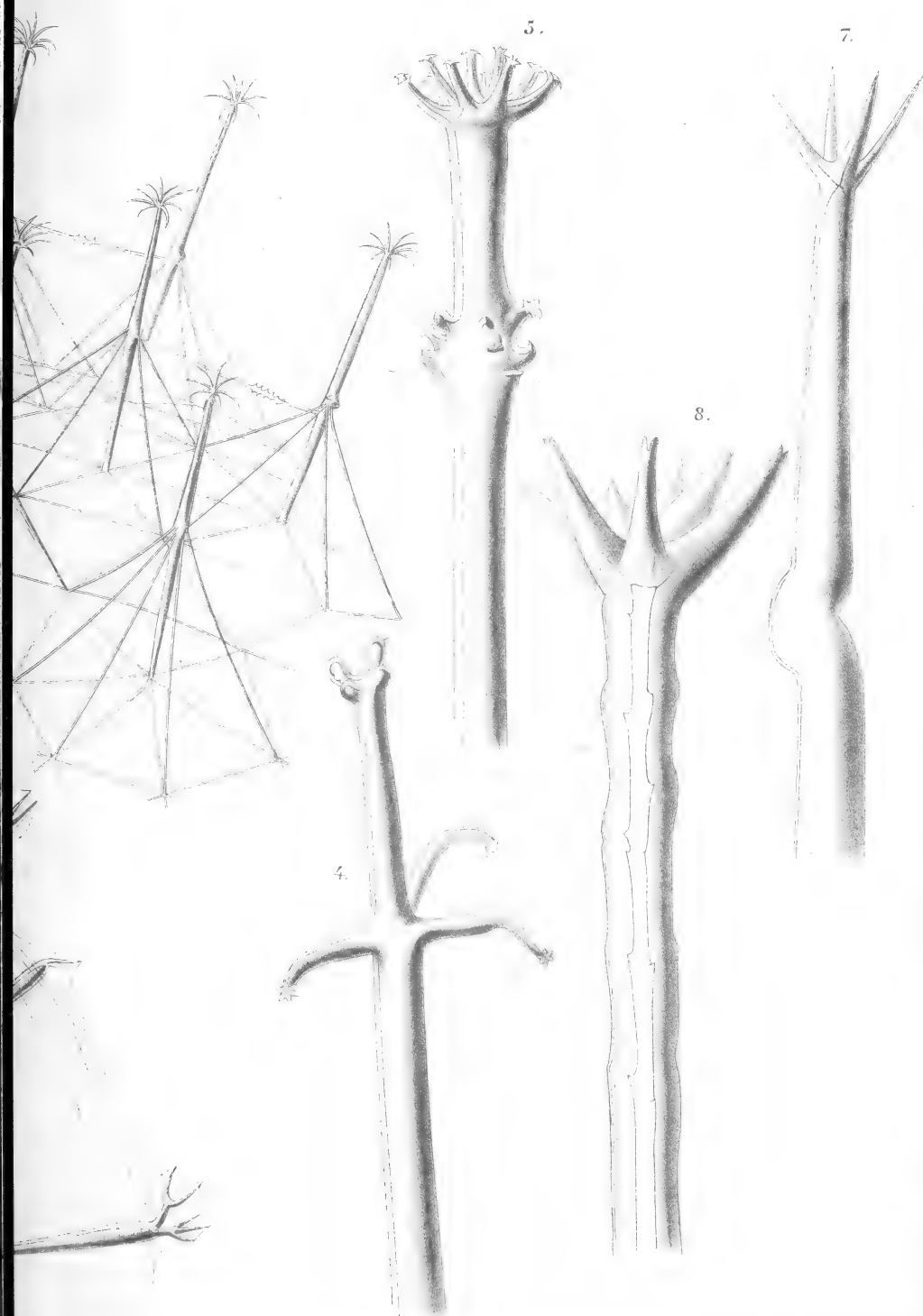




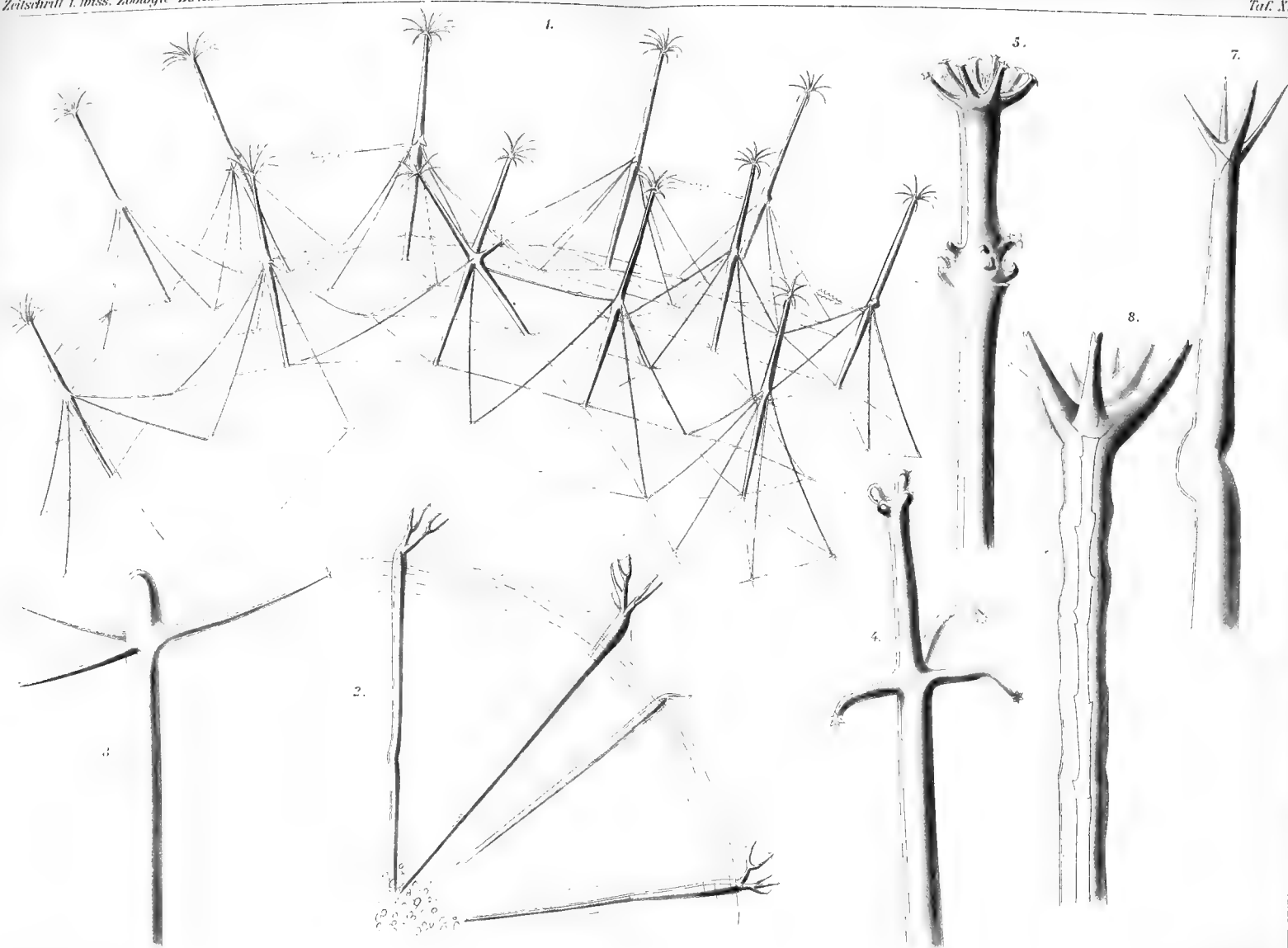


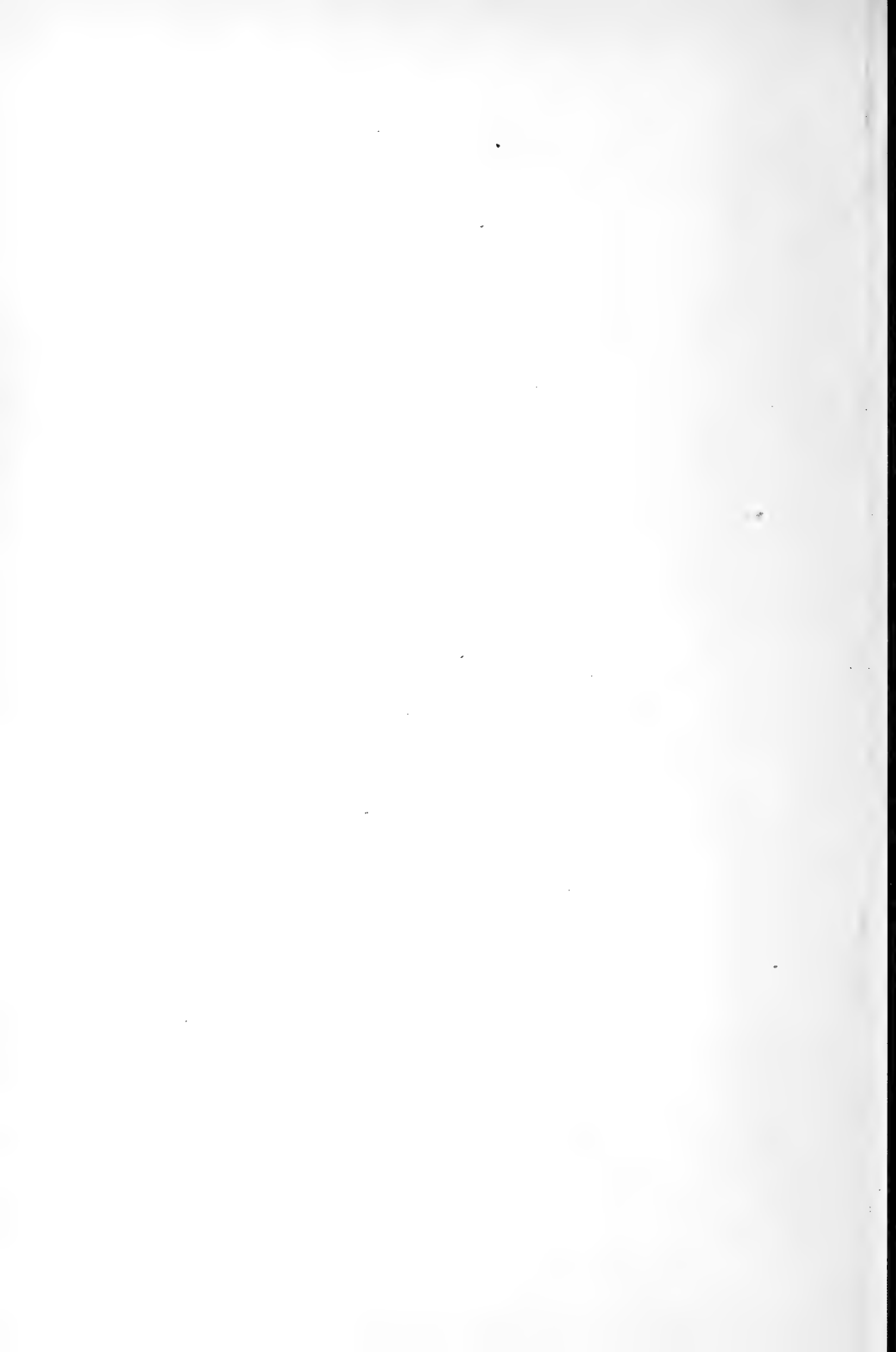




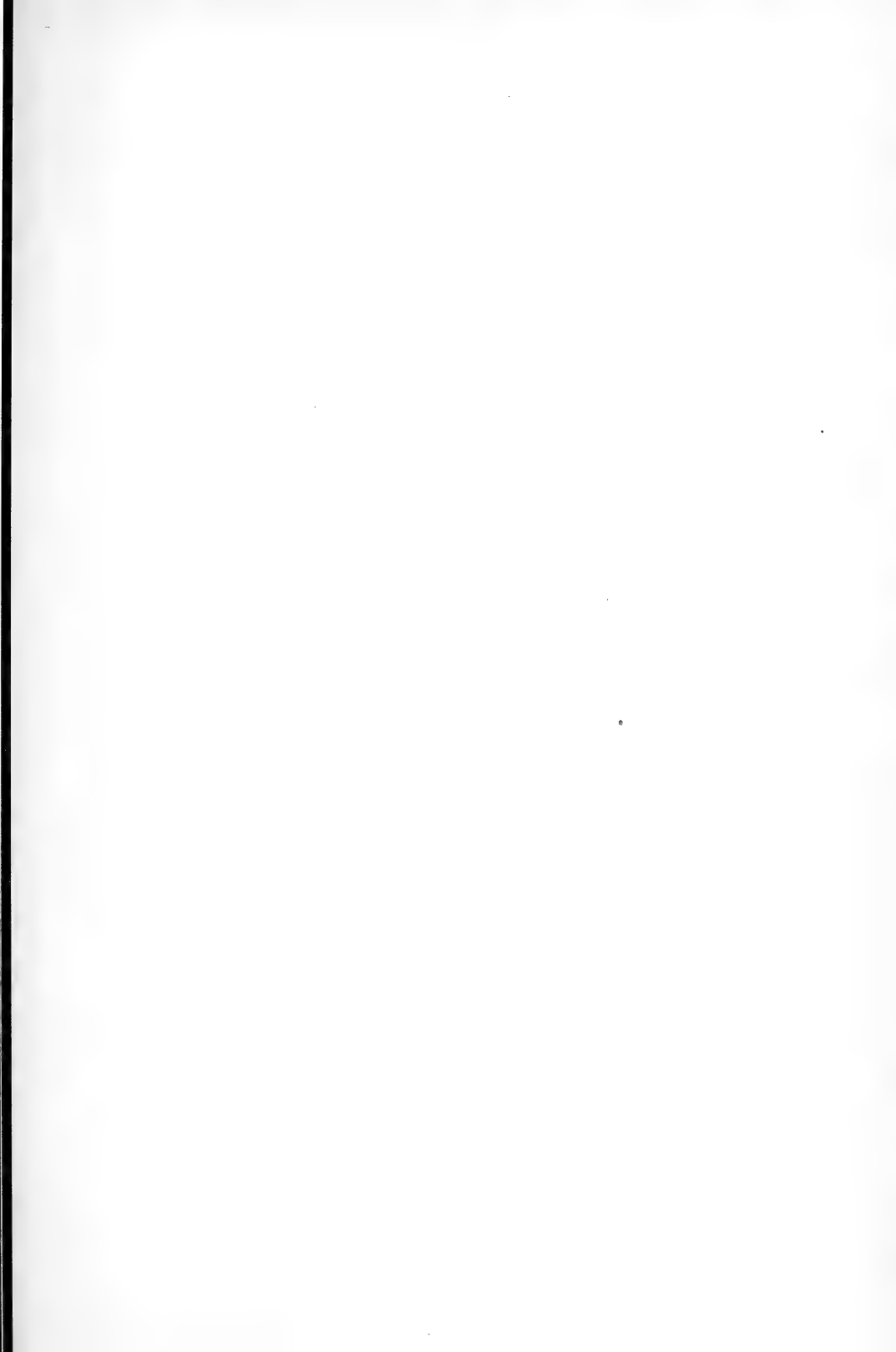


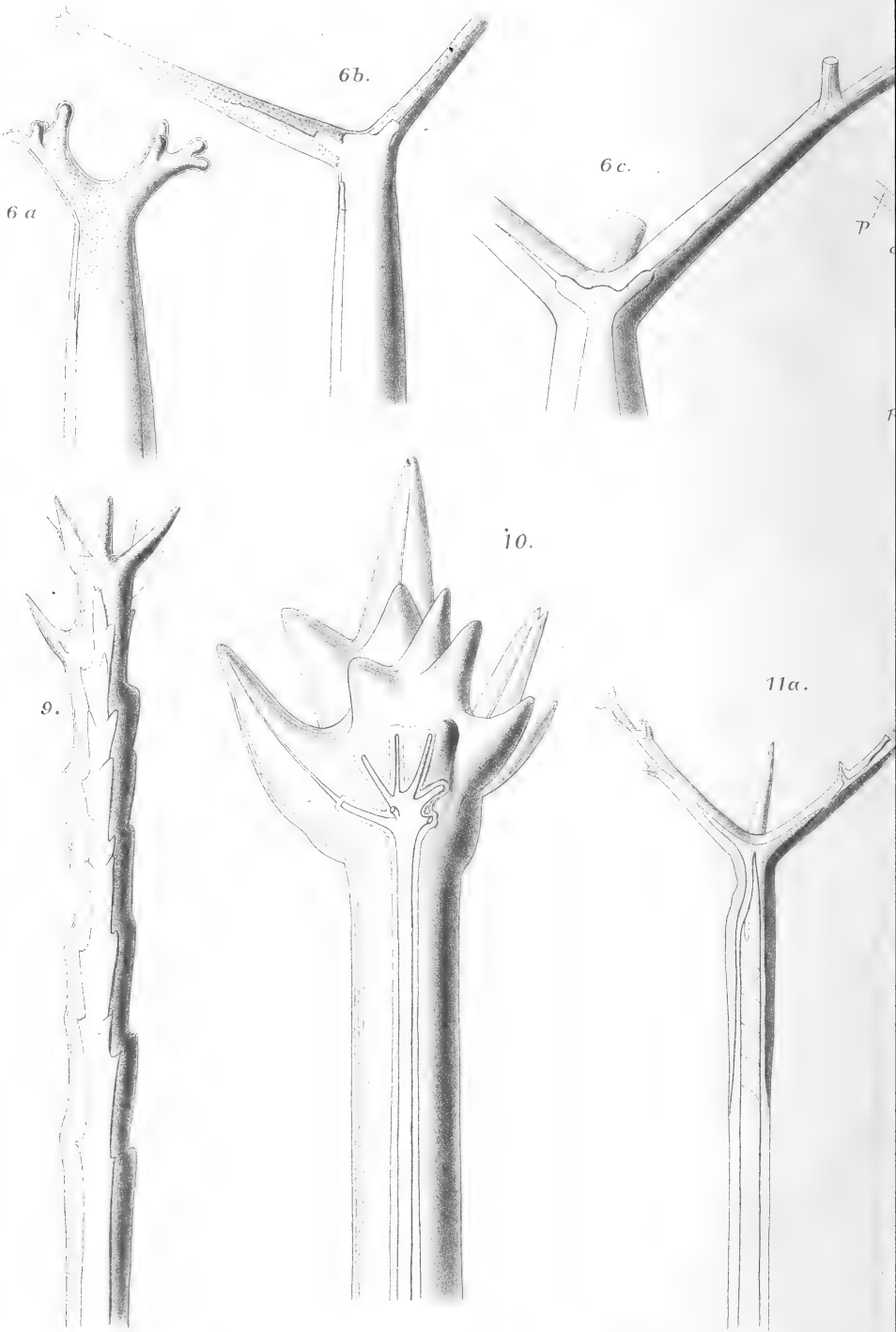


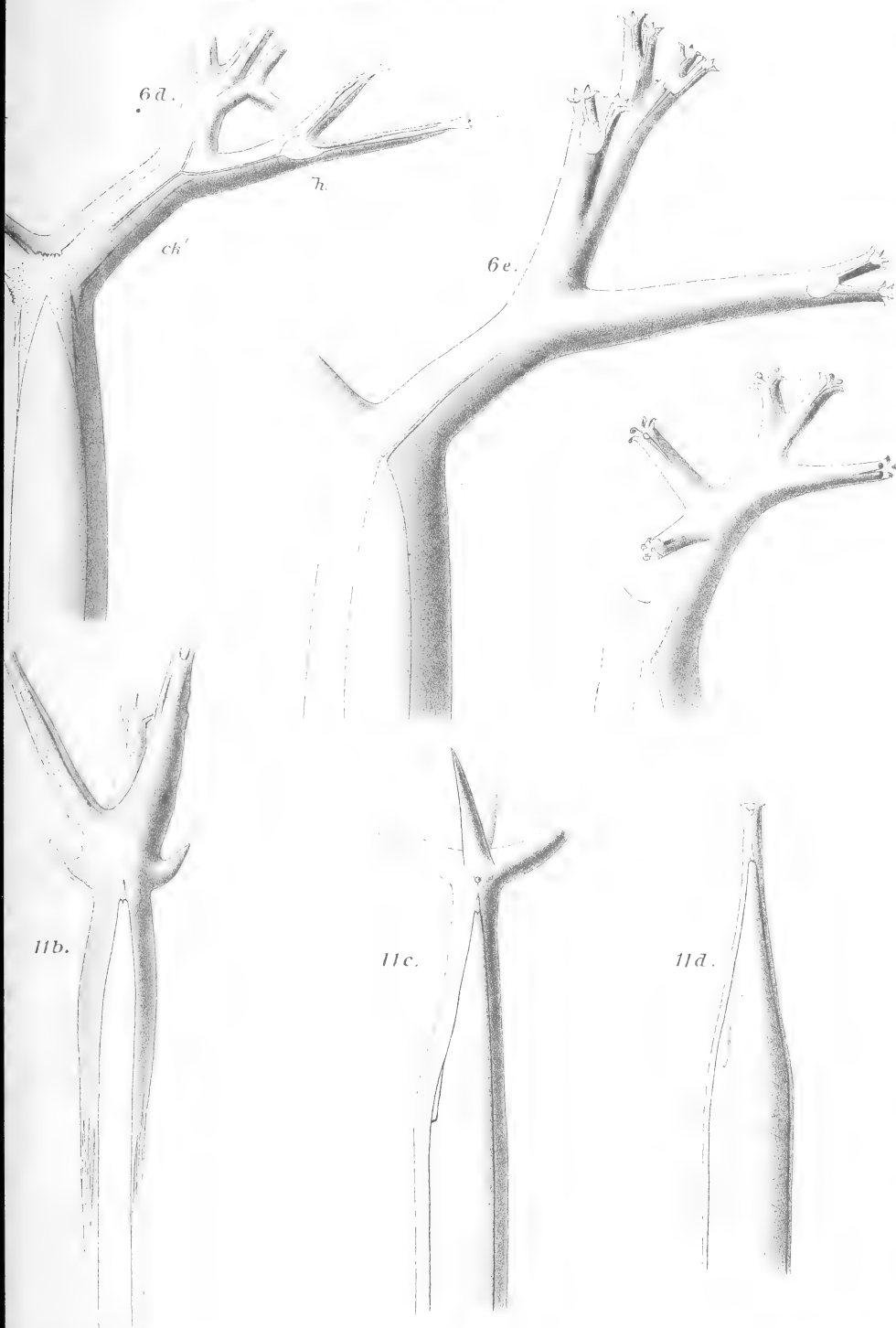




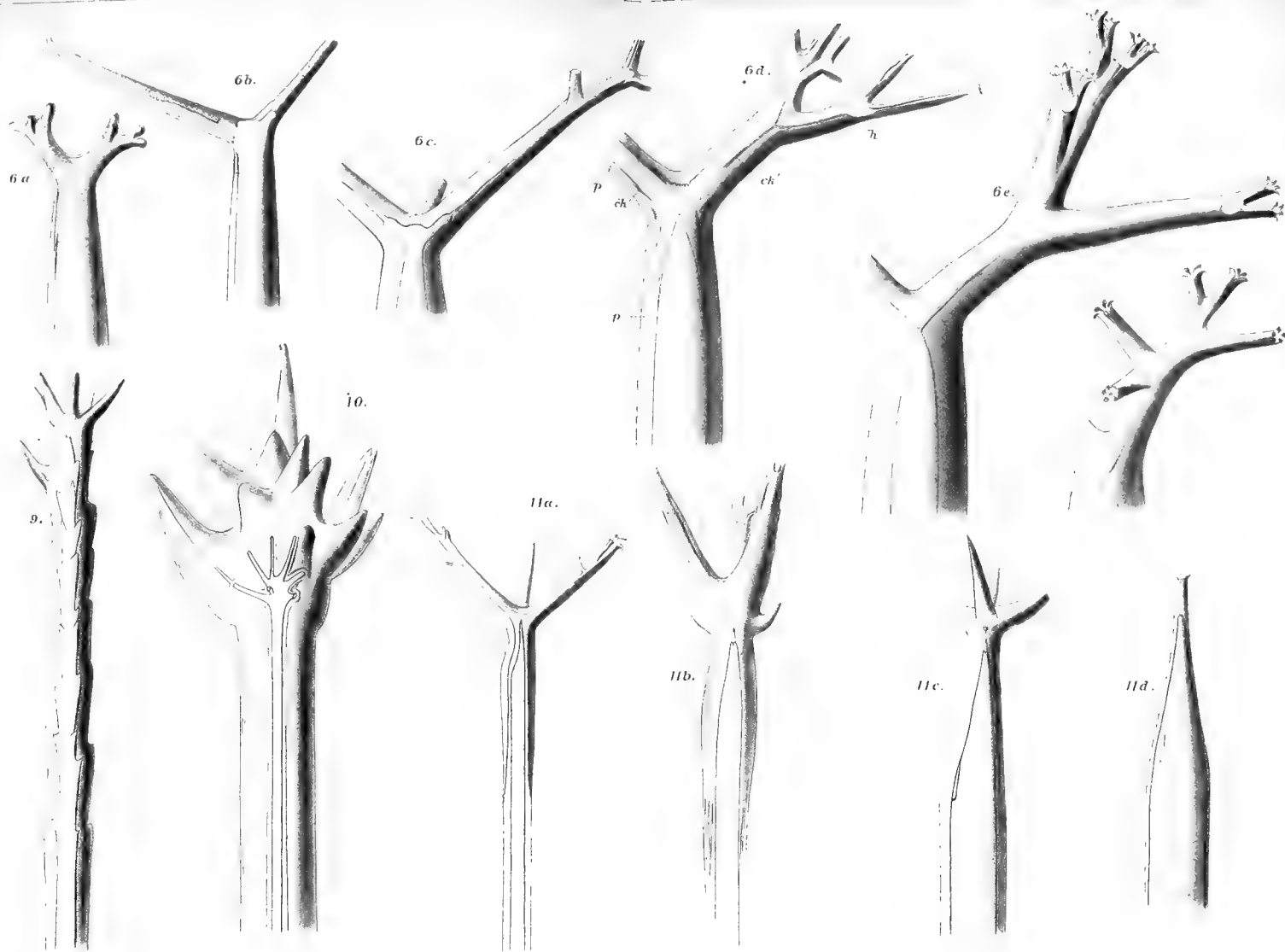














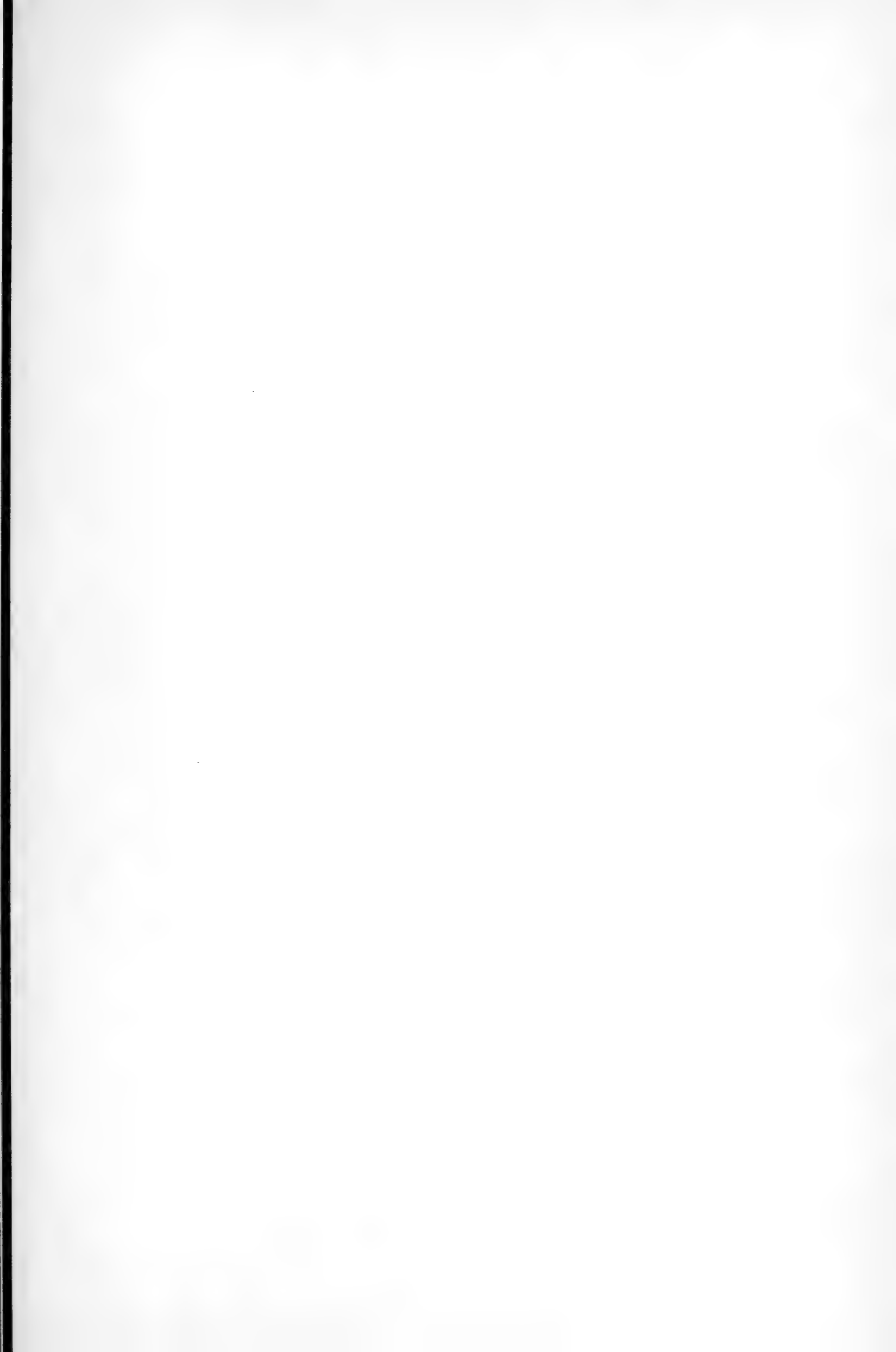


Fig. 1a.

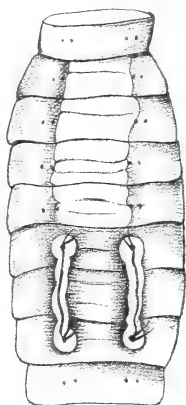


Fig. 1c.



Fig. 6a.

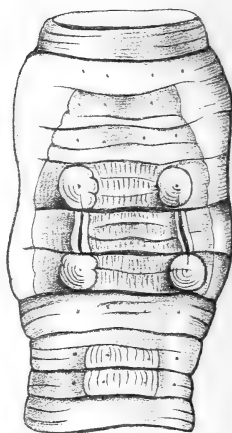


Fig. 1b.

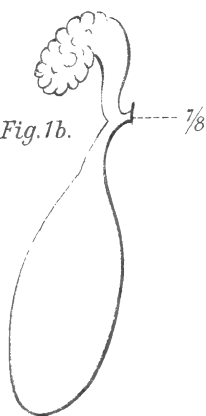


Fig. 2a.

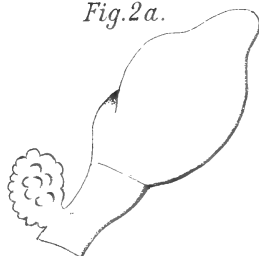


Fig. 2b.



Fig. 4a.

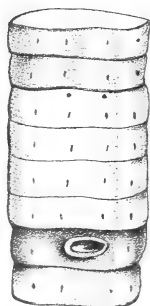


Fig. 4b.



Fig. 3a.





6b.



Fig. 6c.

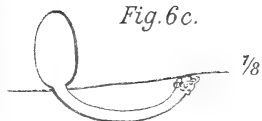


Fig. 5a.

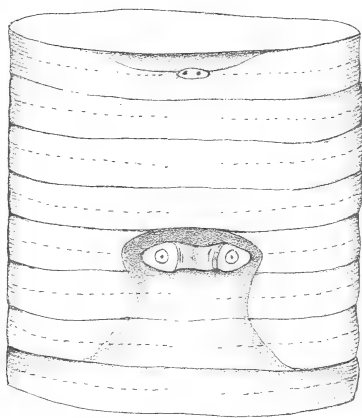


Fig. 7.



Fig. 5b.



Fig. 8b.

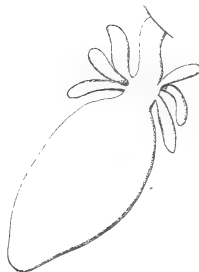


Fig. 8a.

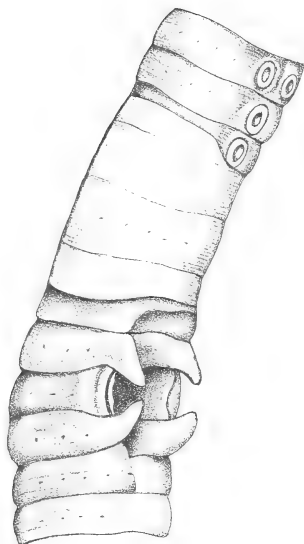


Fig. 9.



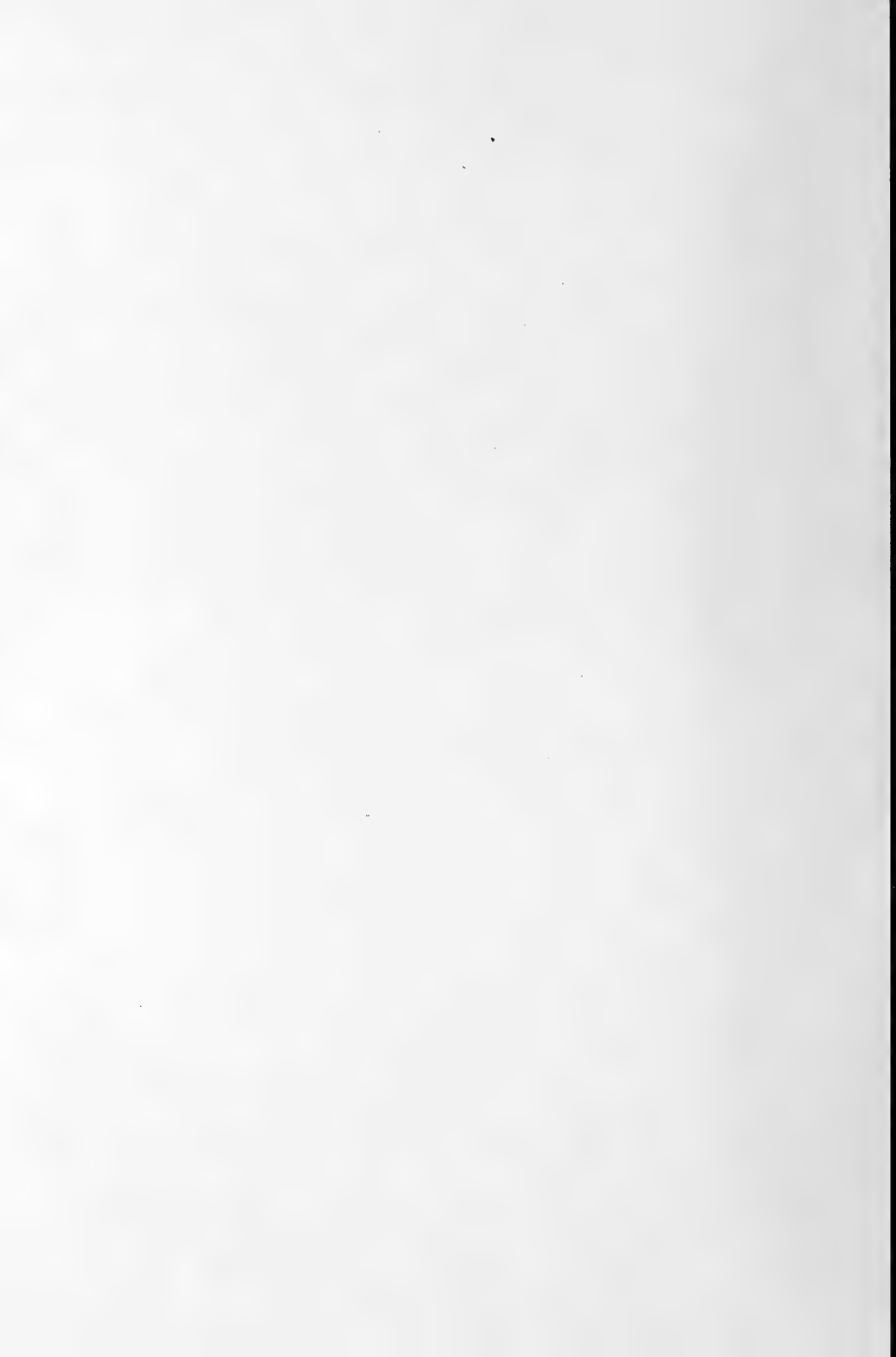


Fig. 1a.

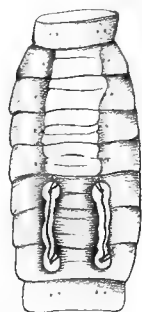


Fig. 1c.

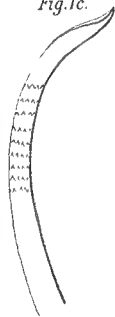


Fig. 6a.

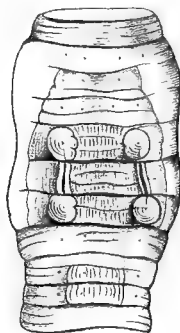


Fig. 6b.



Fig. 6c.

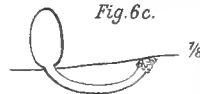


Fig. 5a.

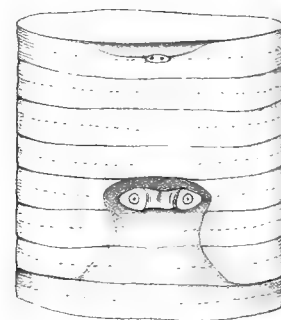


Fig. 7.



Fig. 5b.



Fig. 1b.

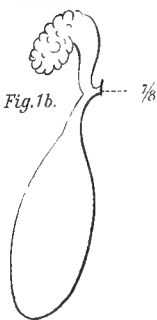


Fig. 2a.

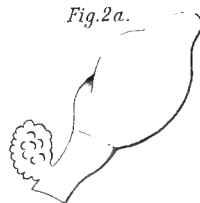


Fig. 2b.



Fig. 3b.

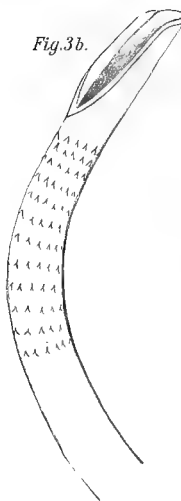


Fig. 8a.

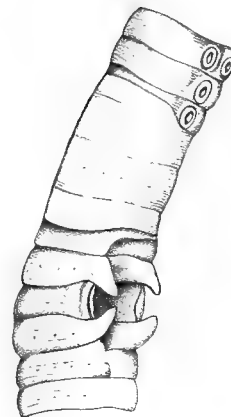


Fig. 8b.



Fig. 4a.

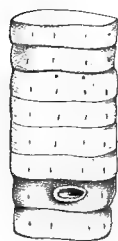


Fig. 4b.



Fig. 3a.

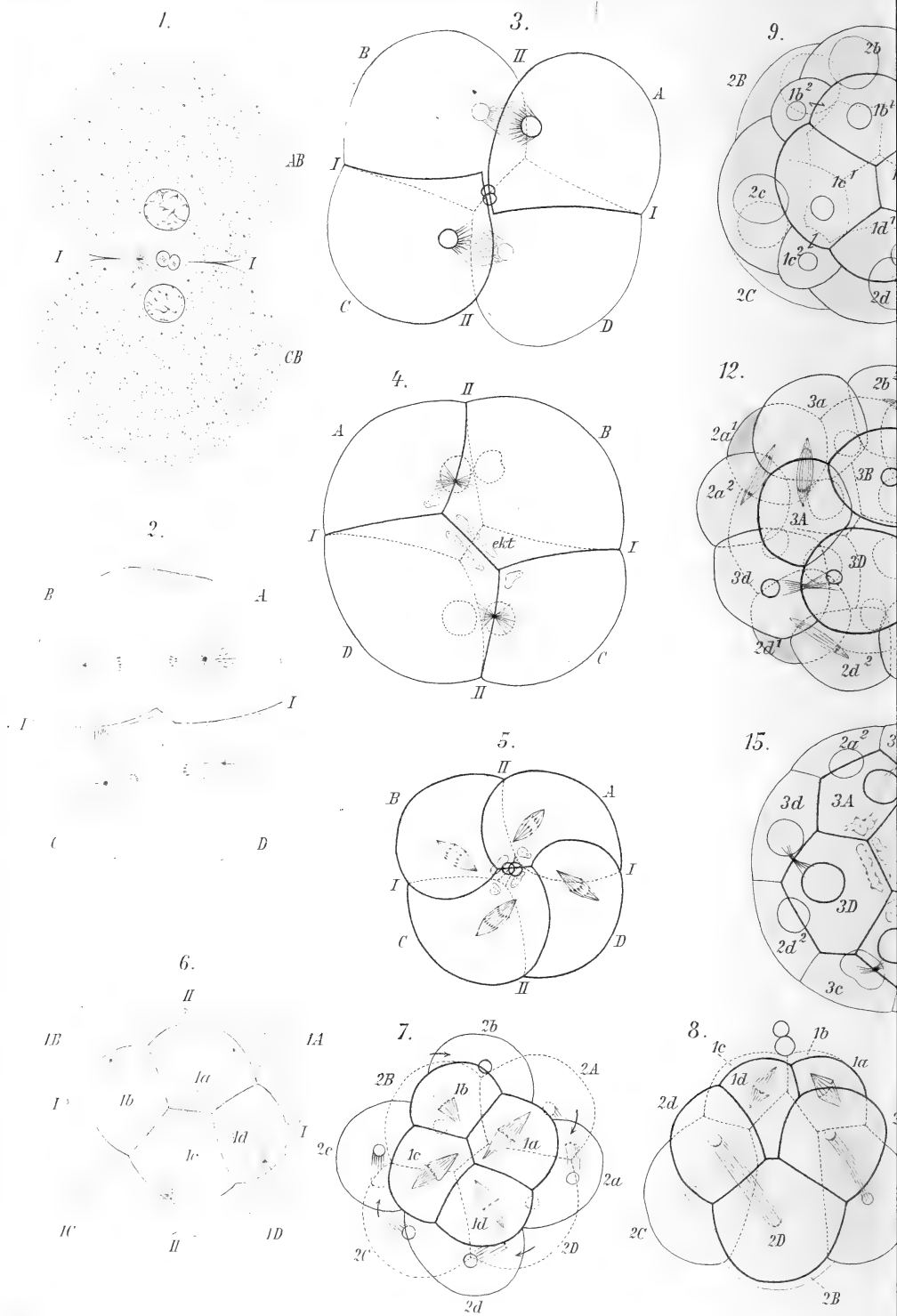


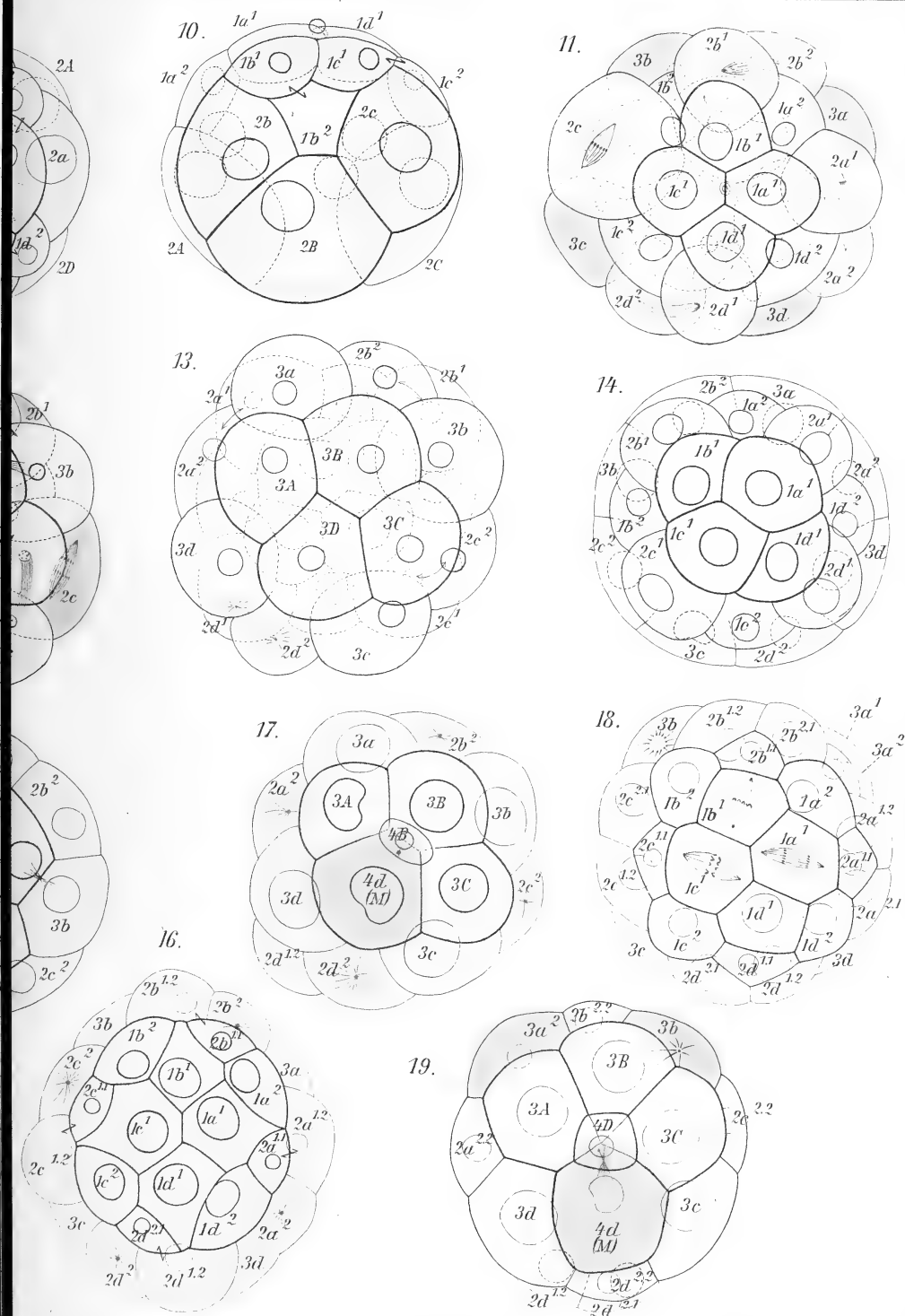
Fig. 9.





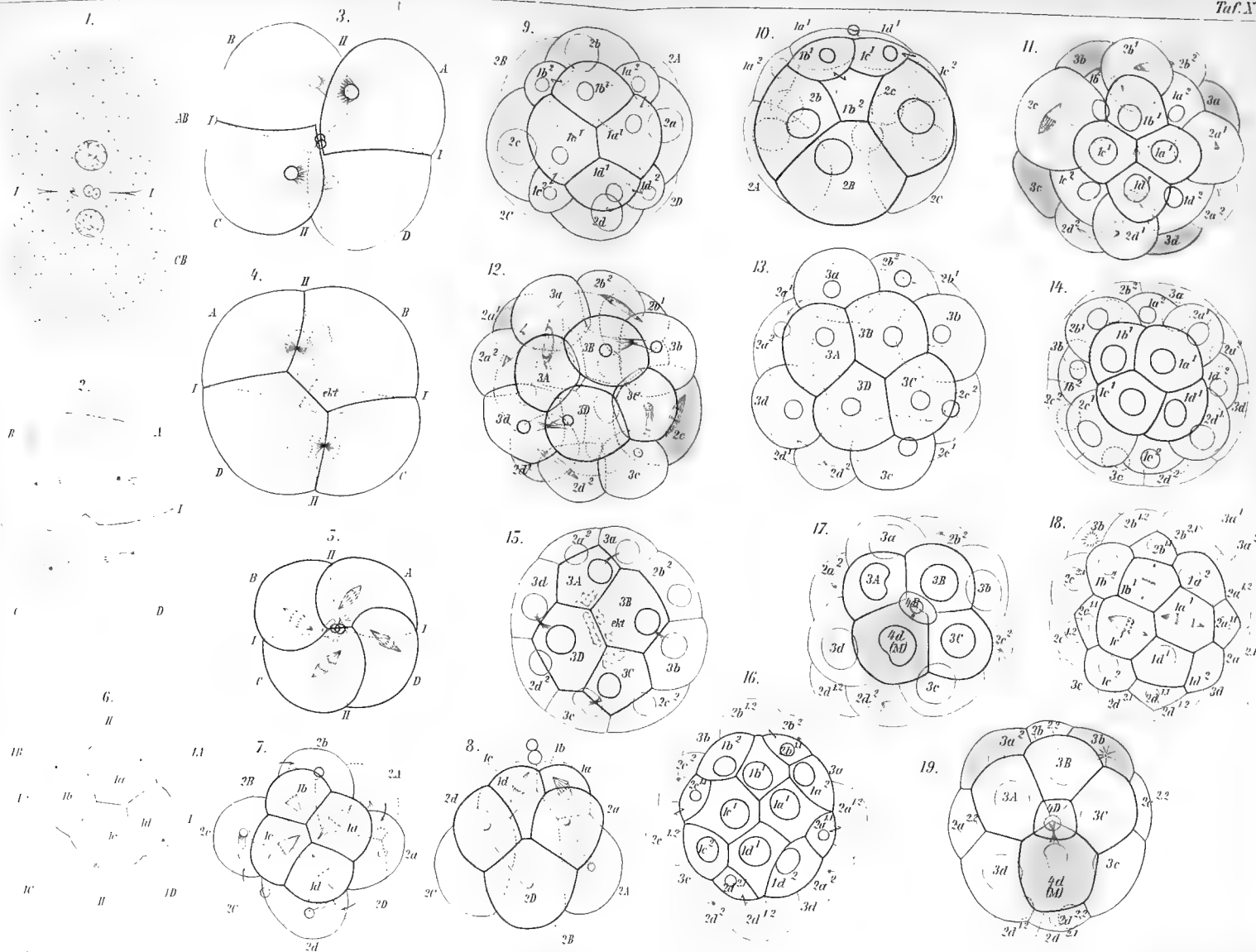


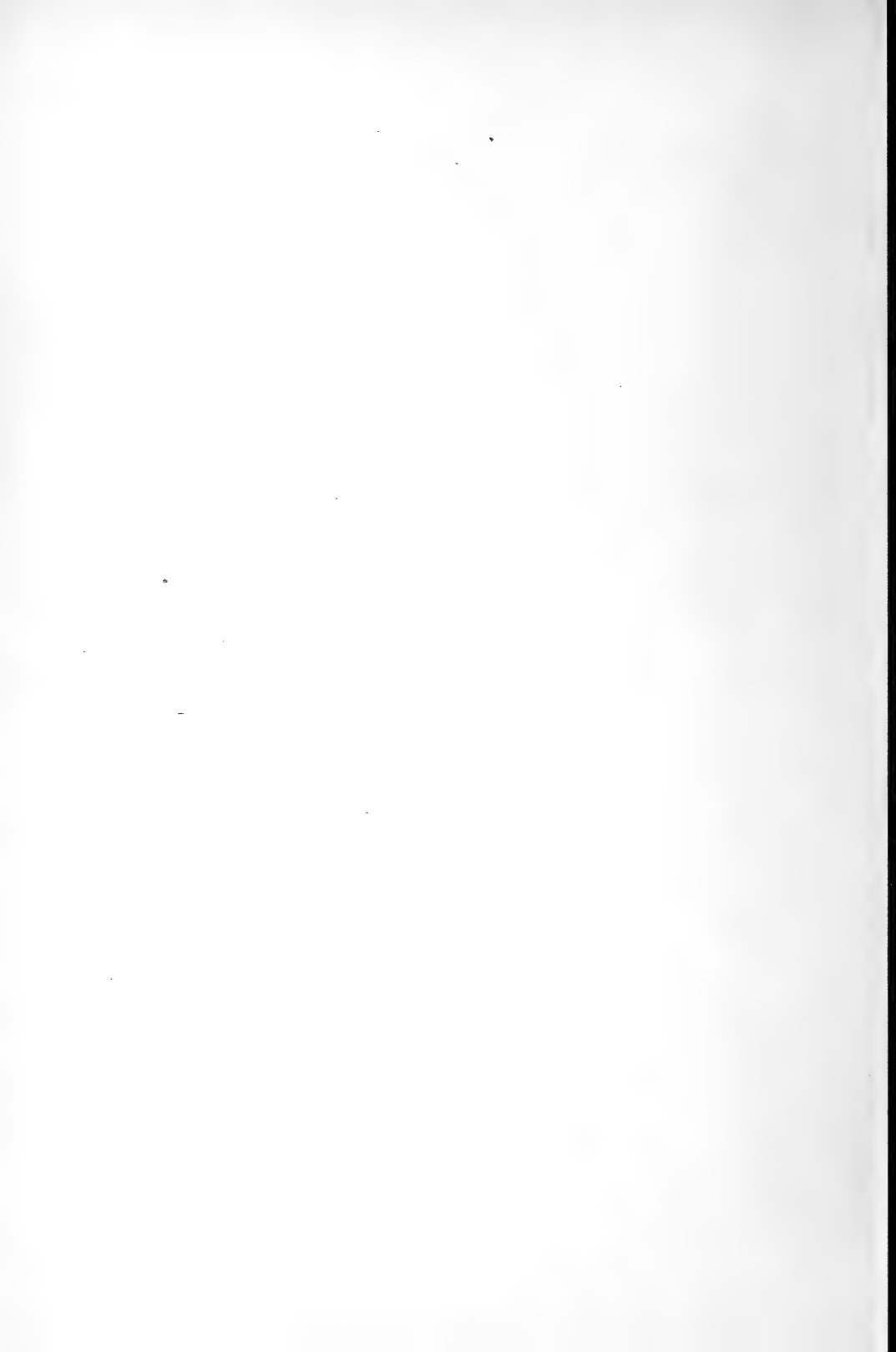


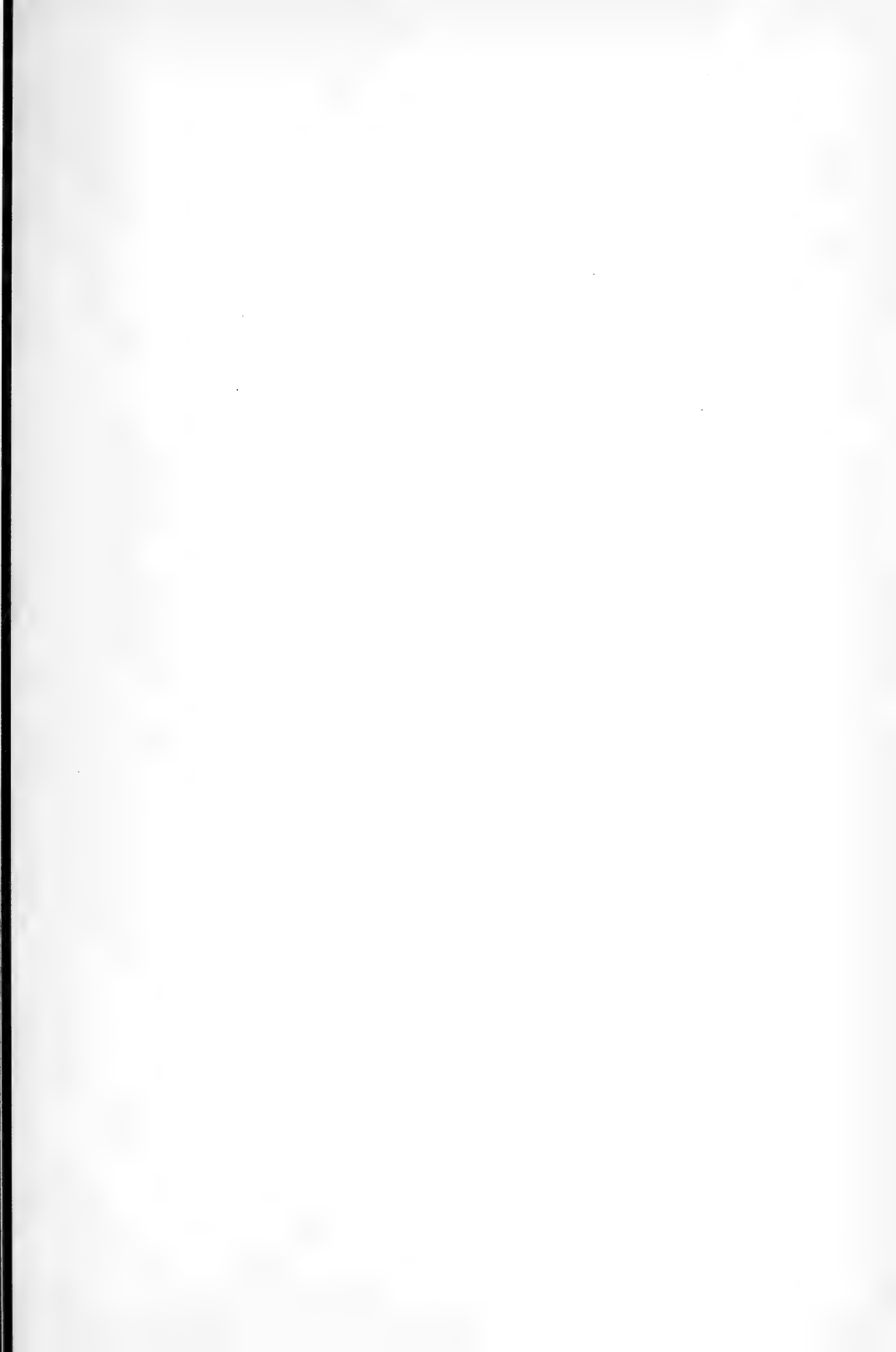


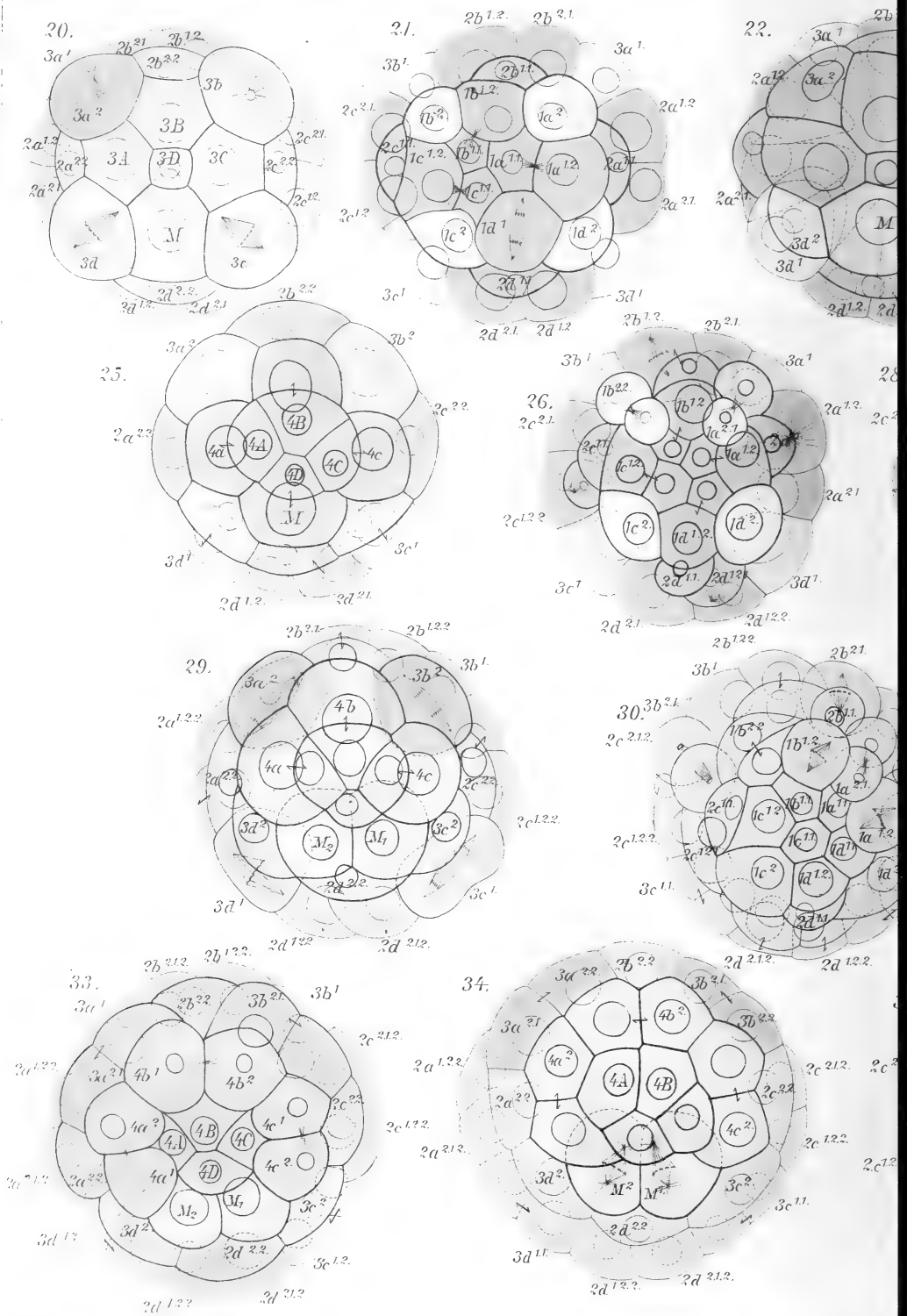


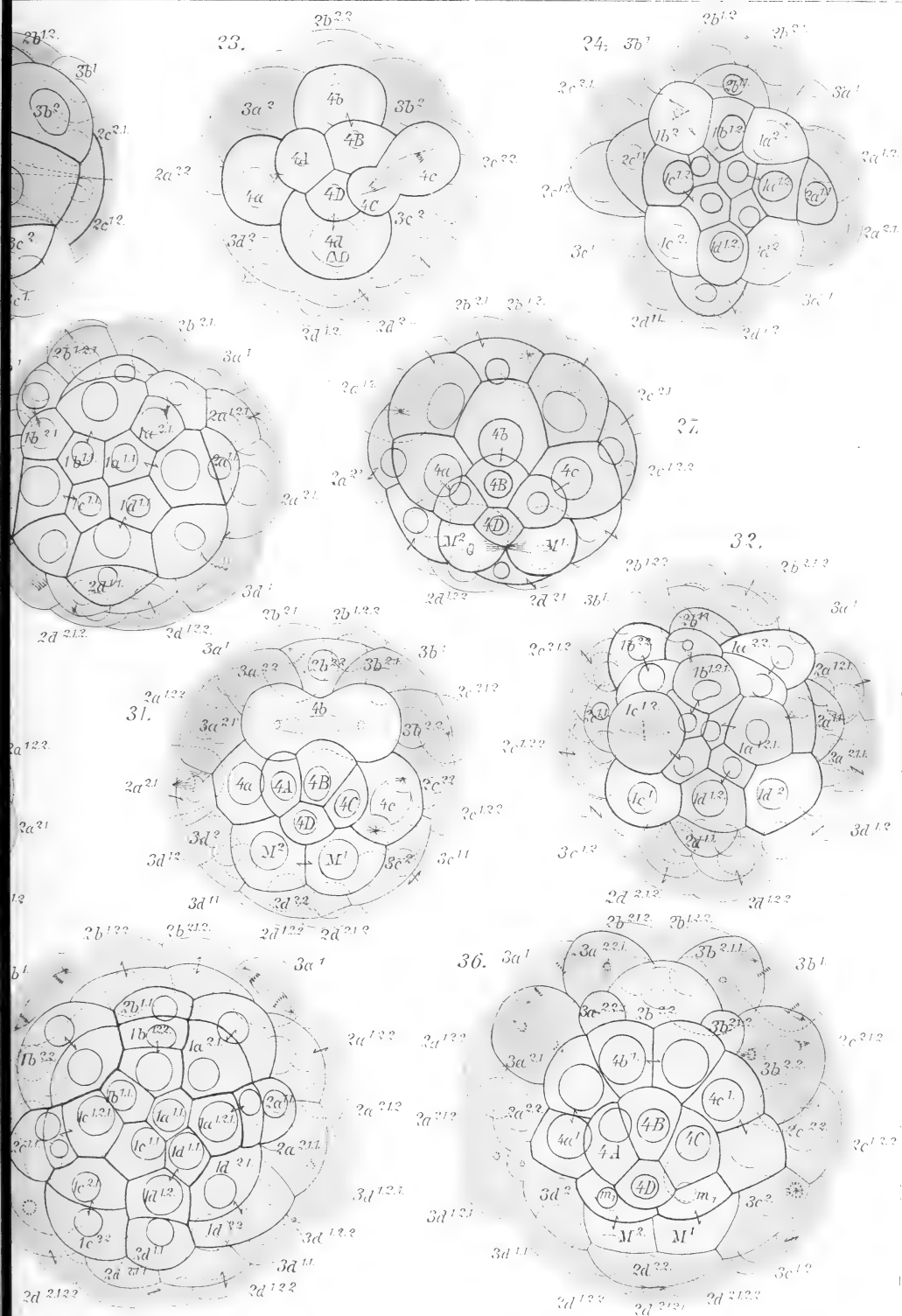




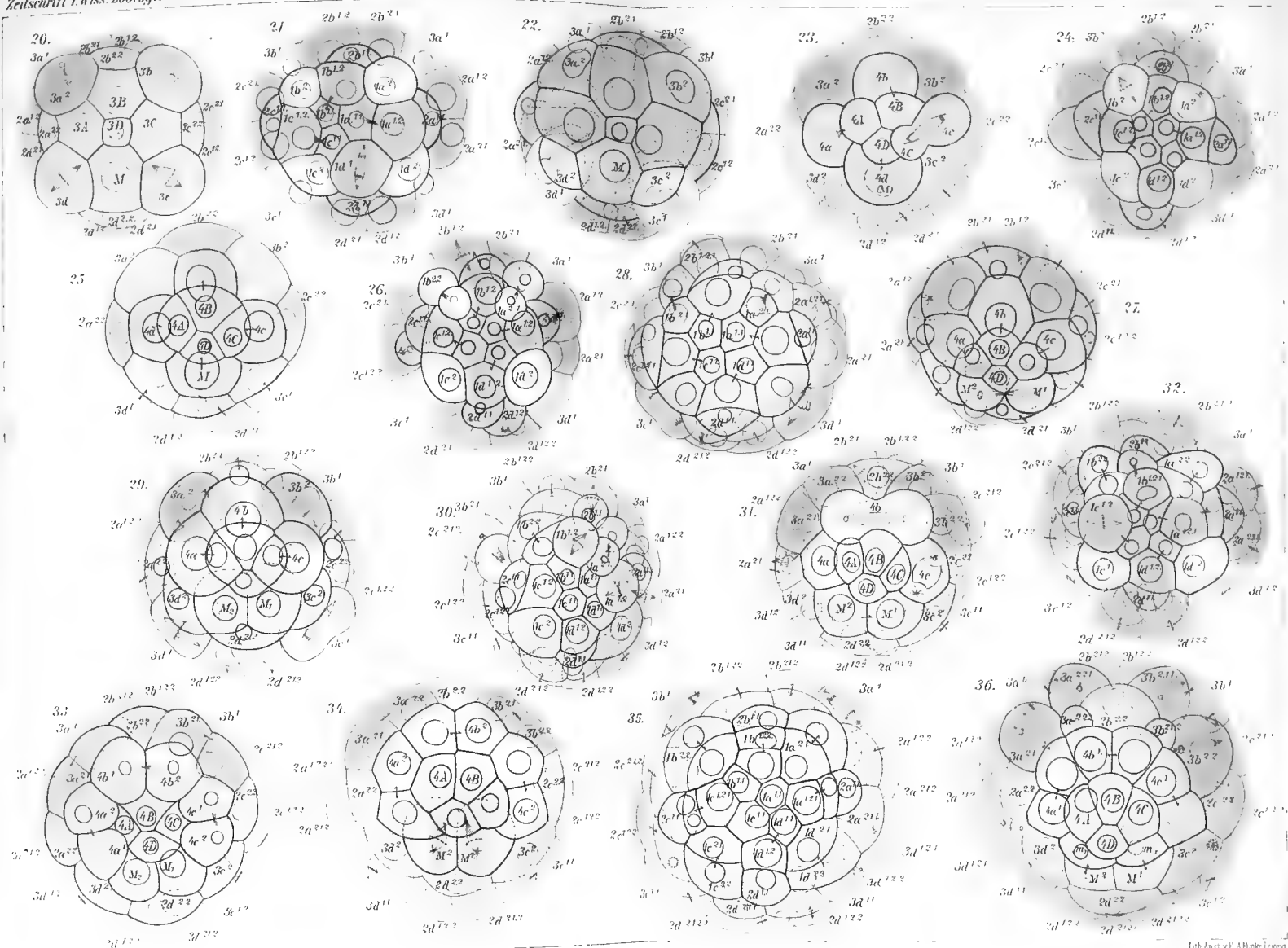








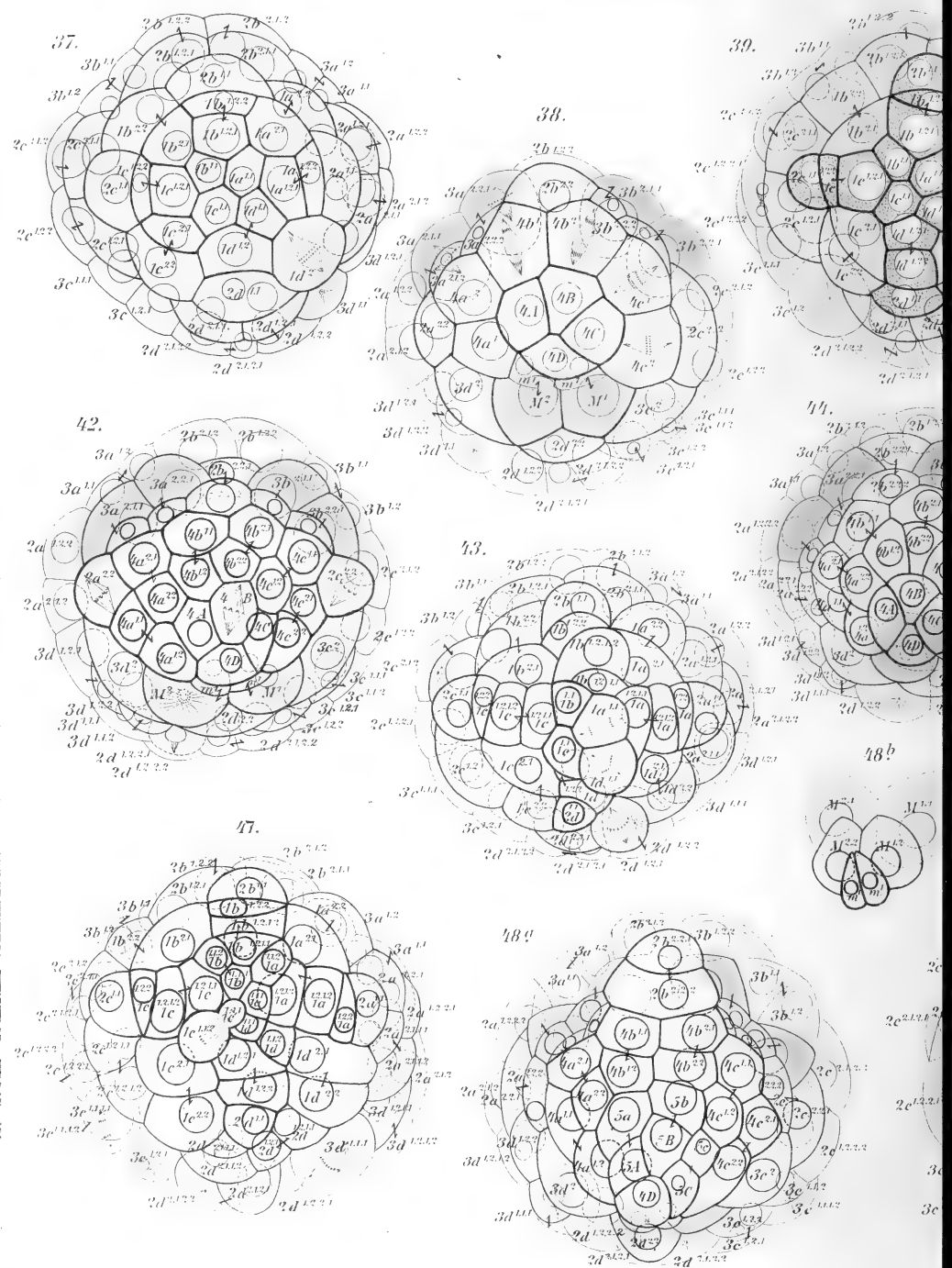


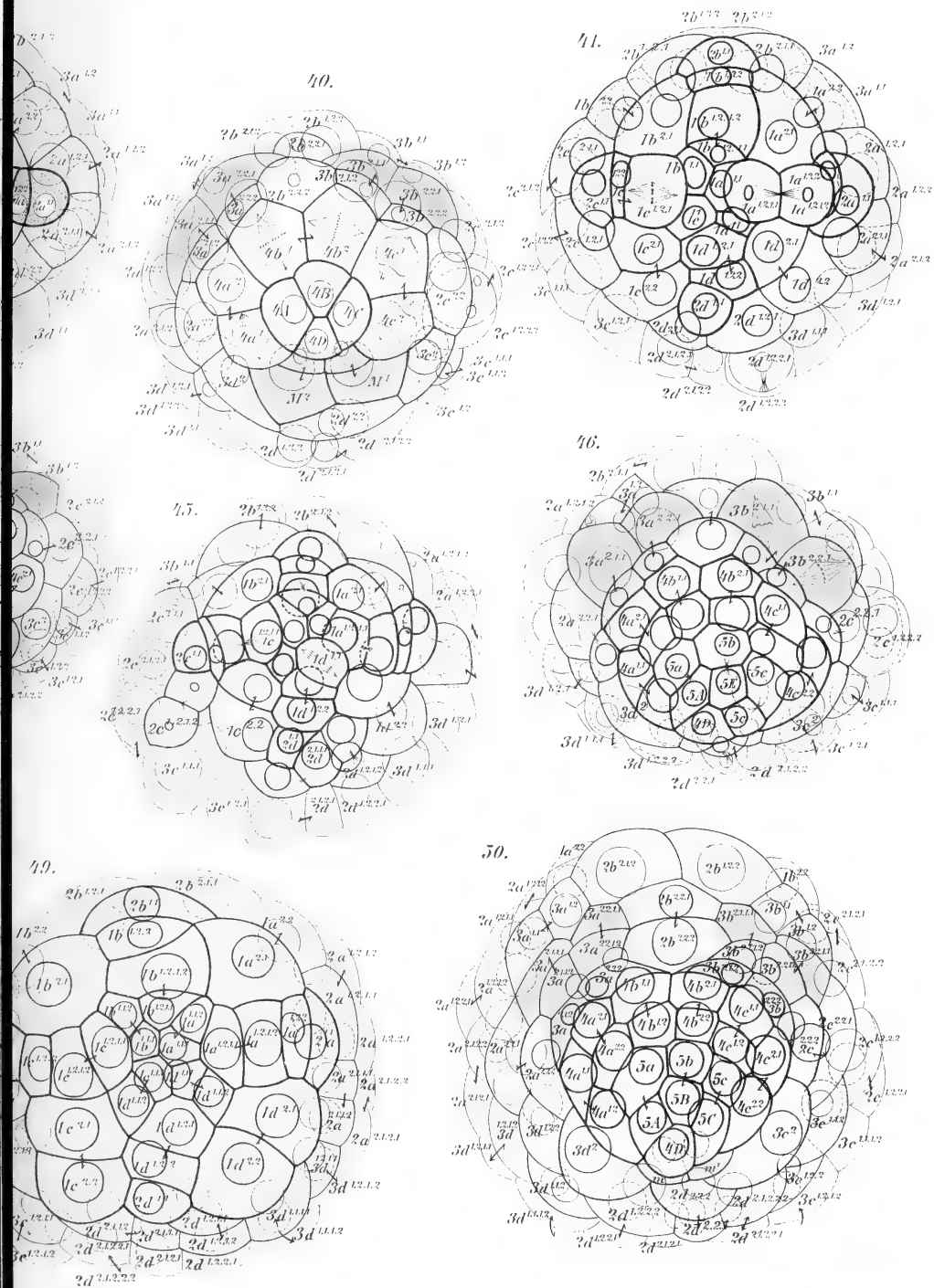




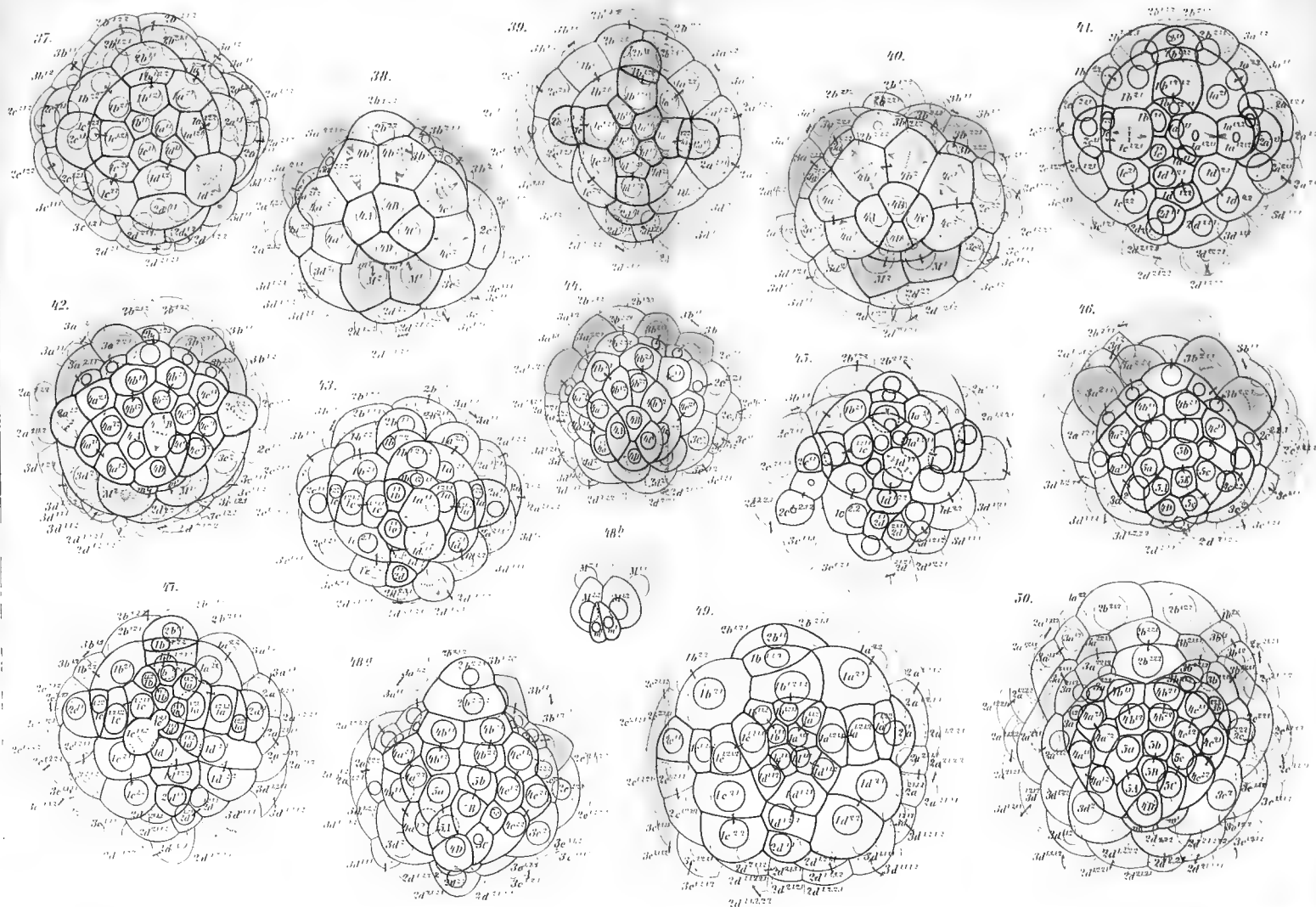




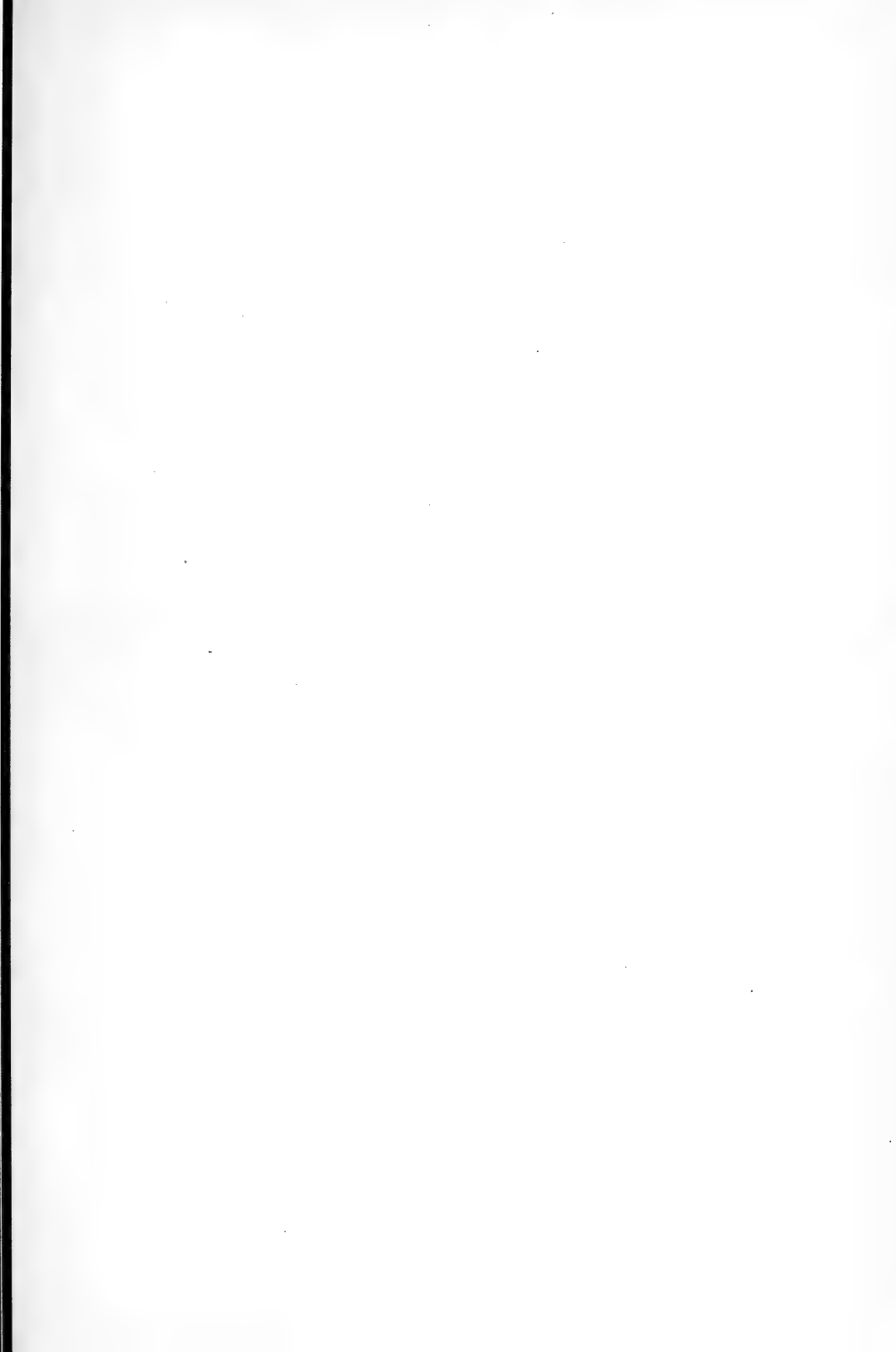


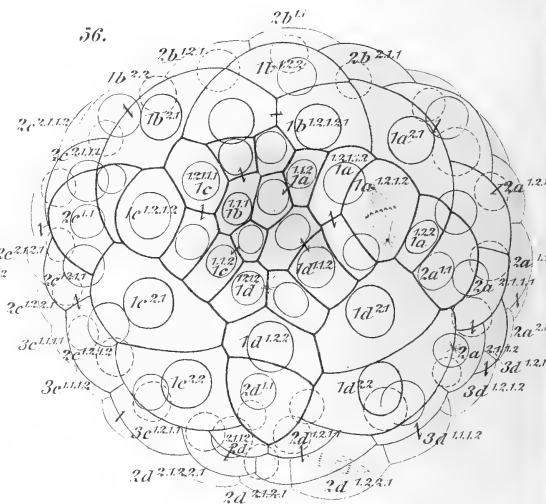
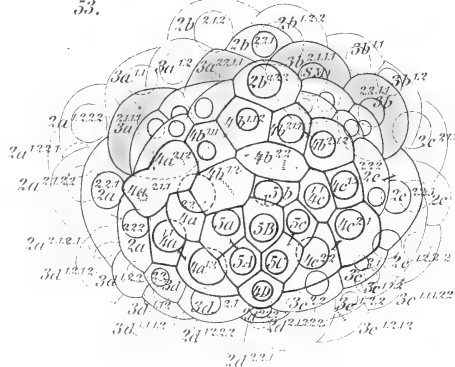
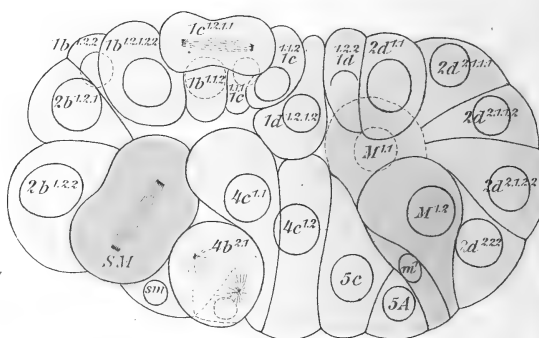
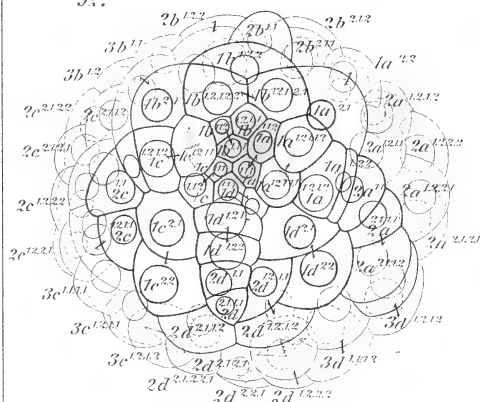
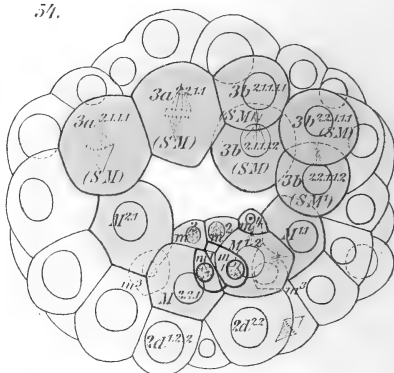
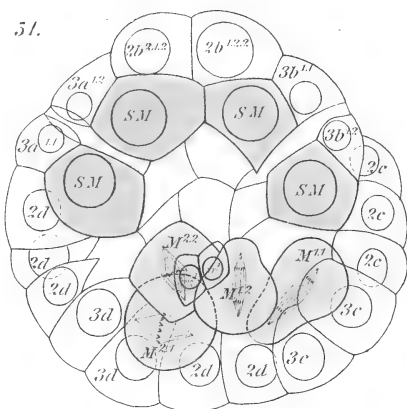








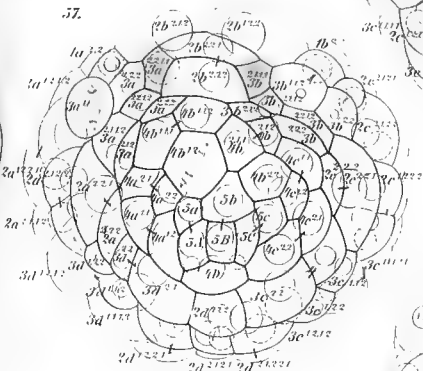
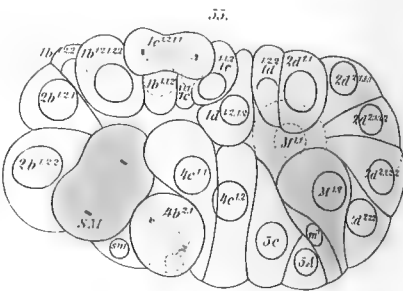
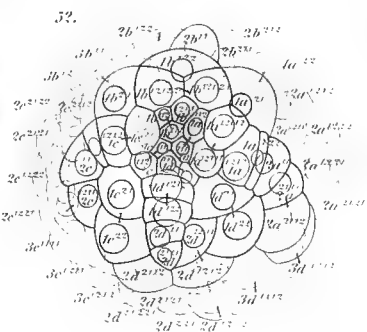
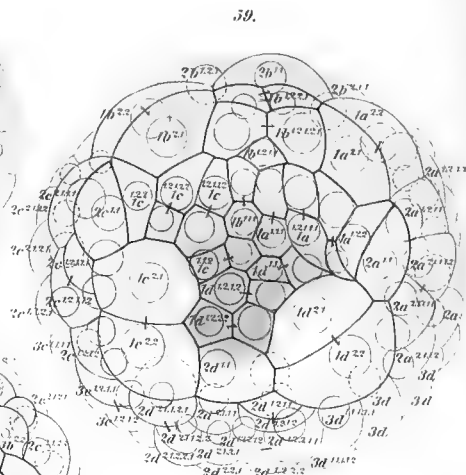
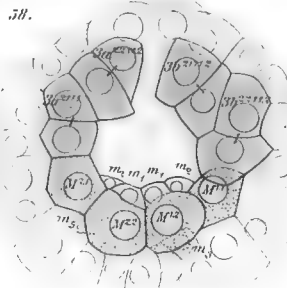
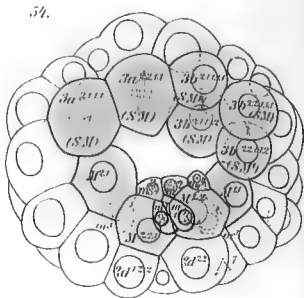
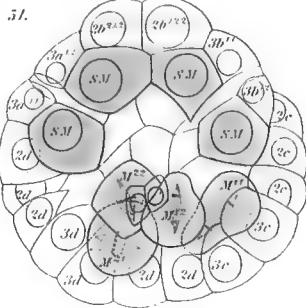


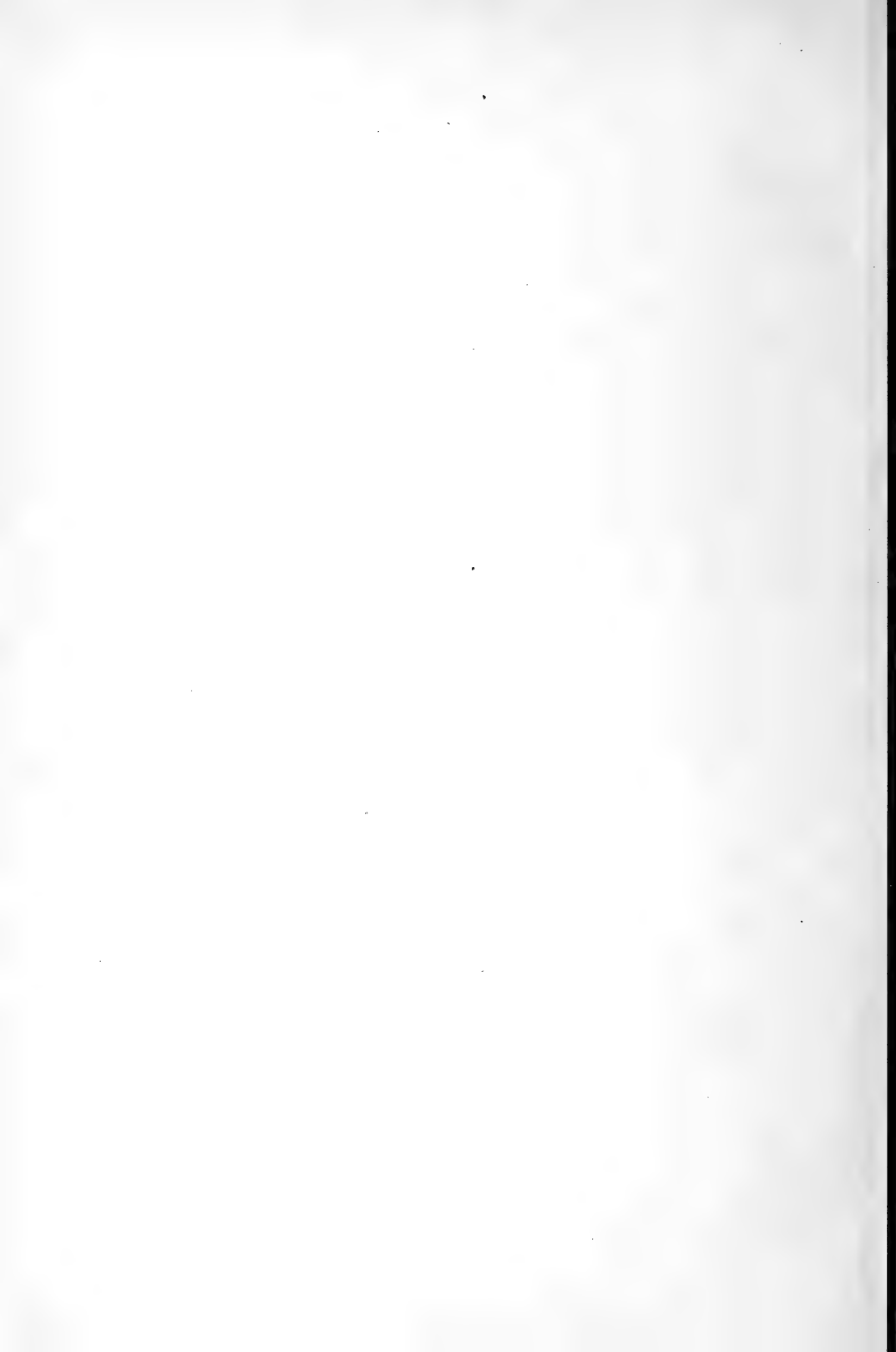




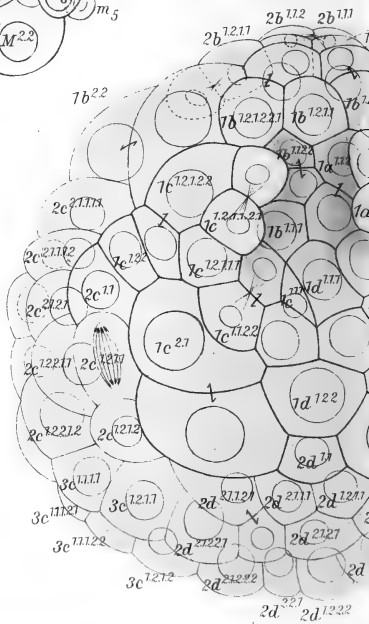
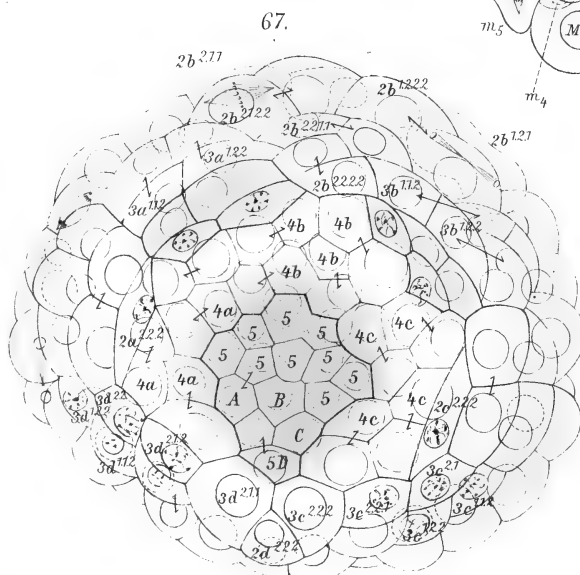
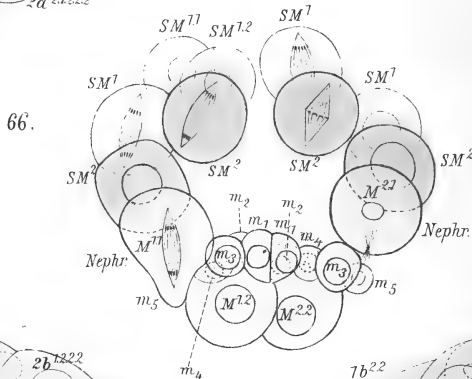
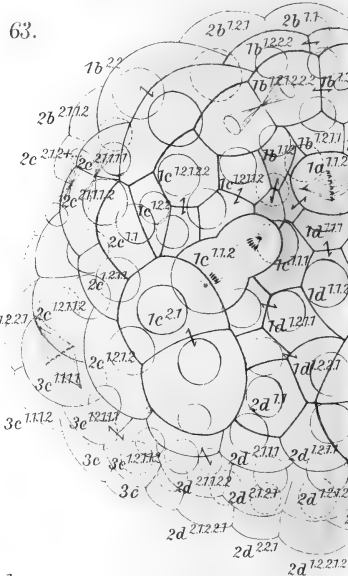
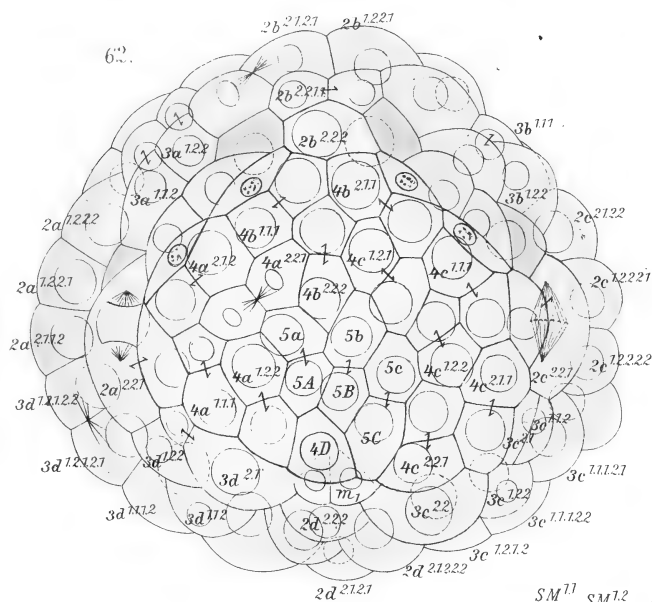




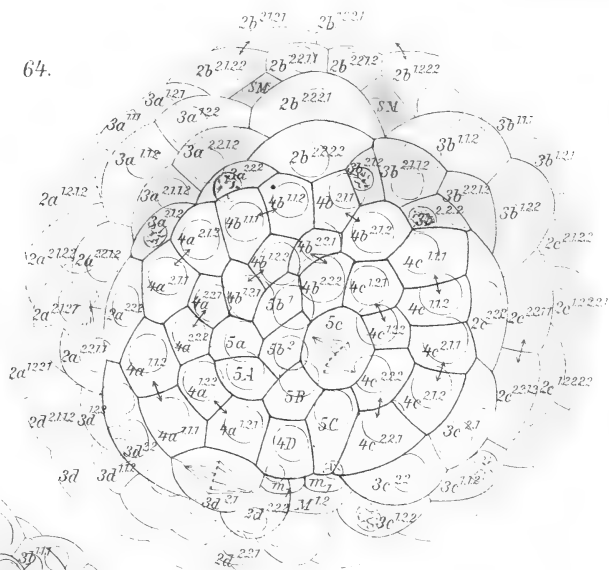


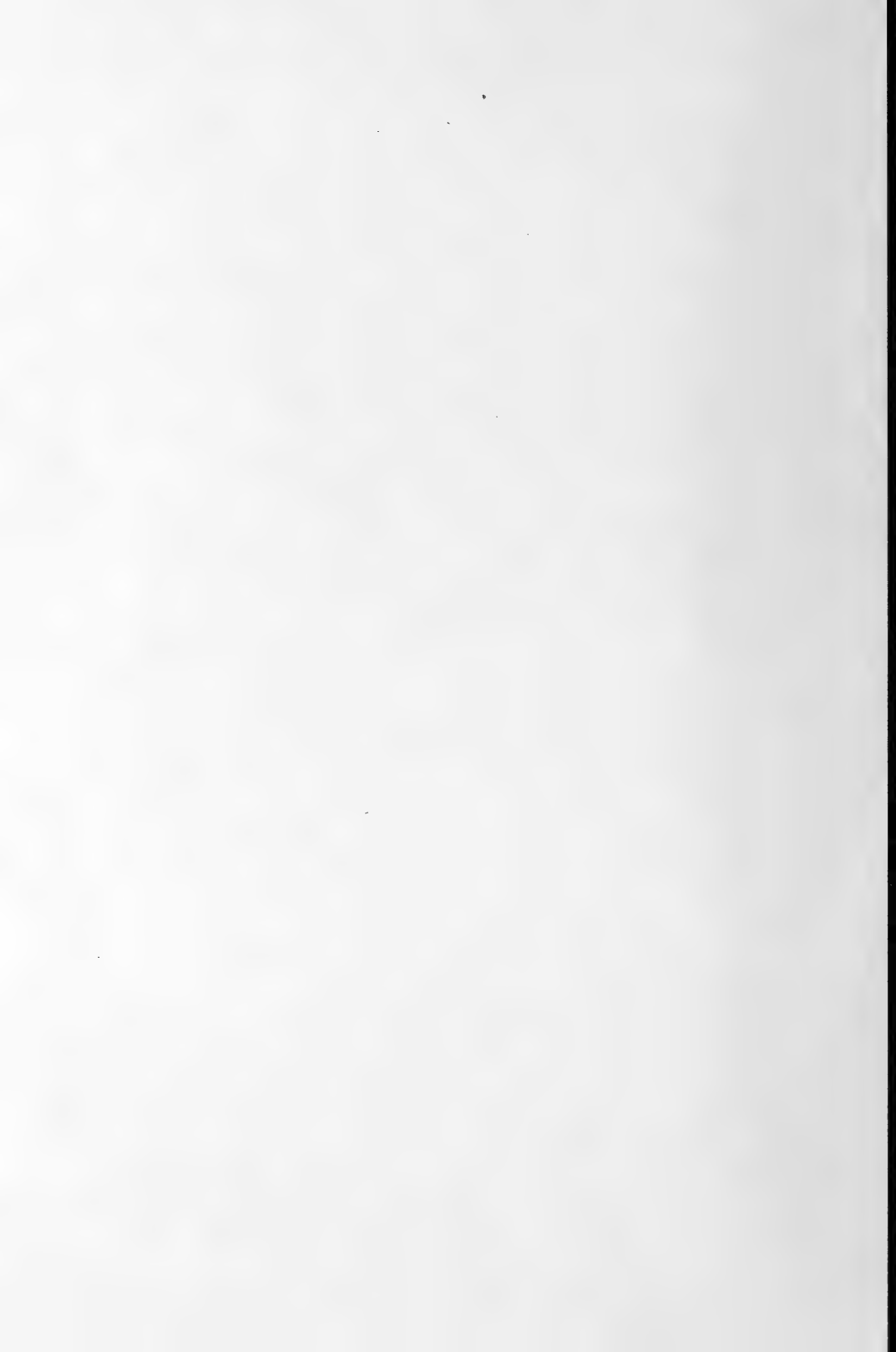




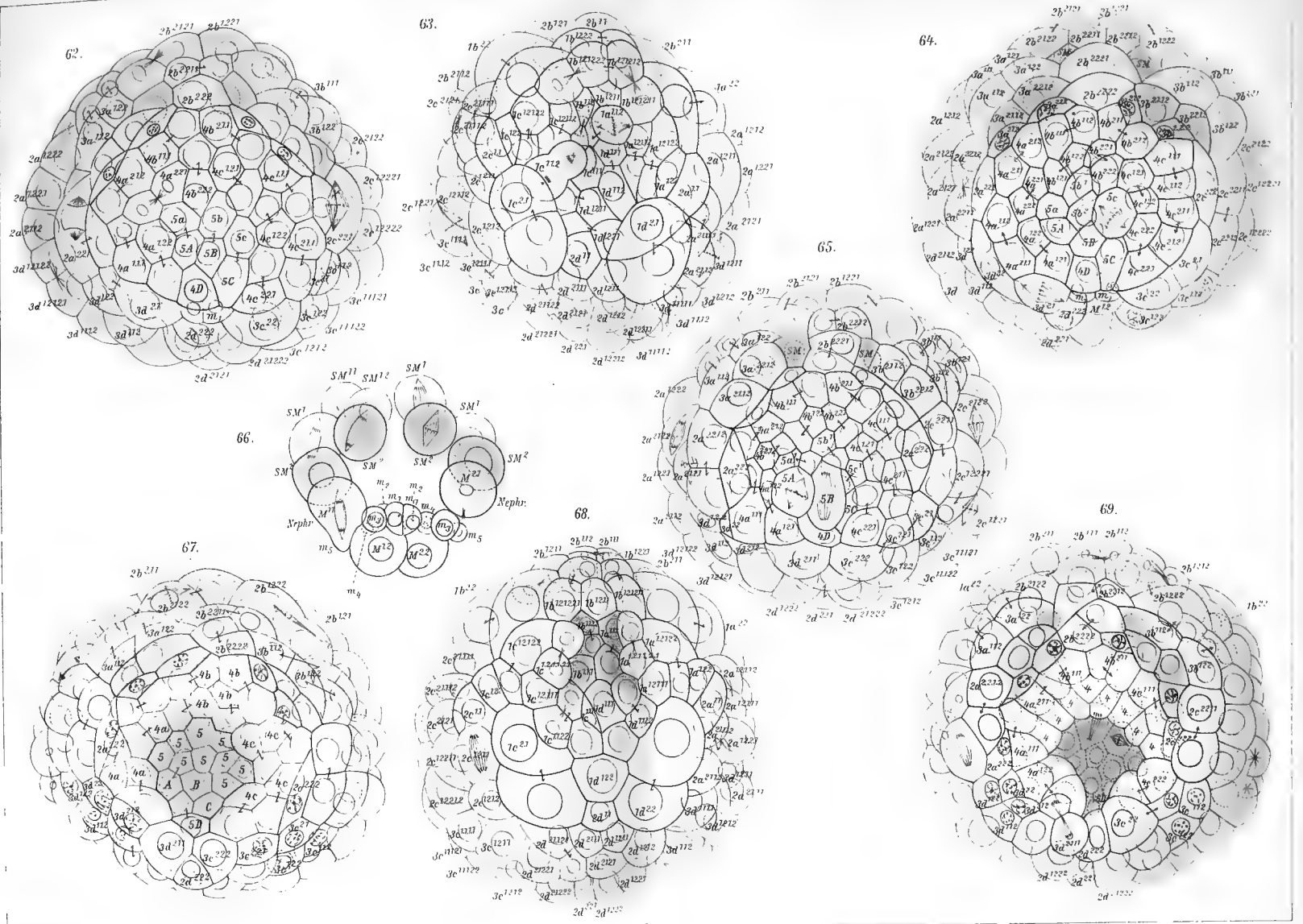


64.



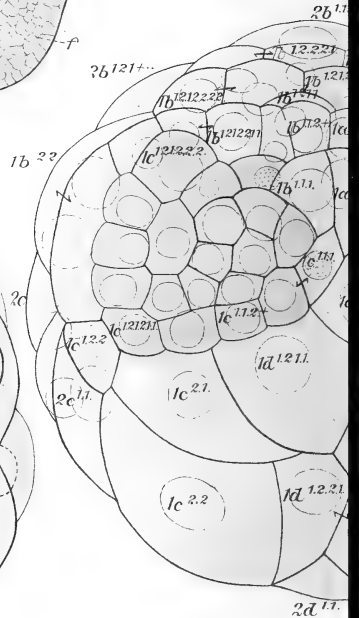
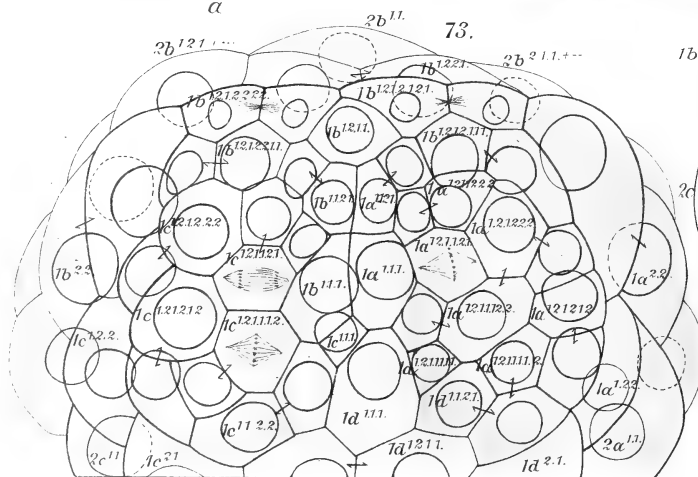
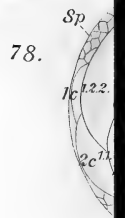
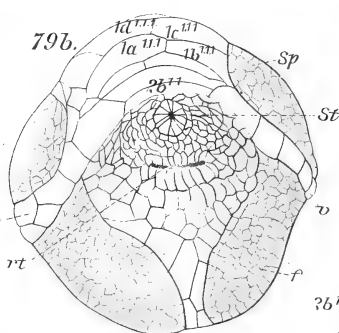
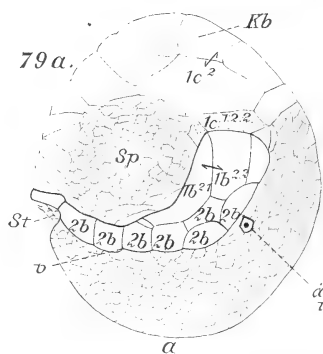
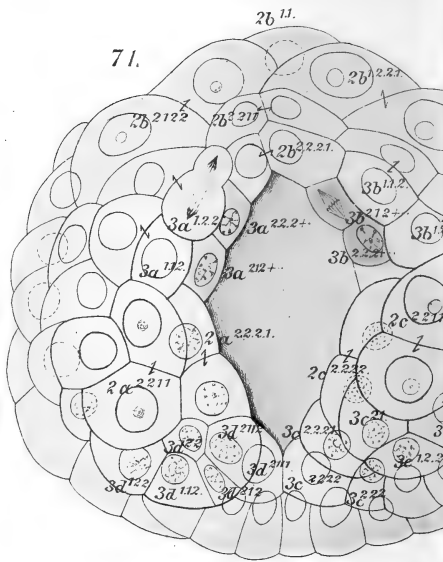
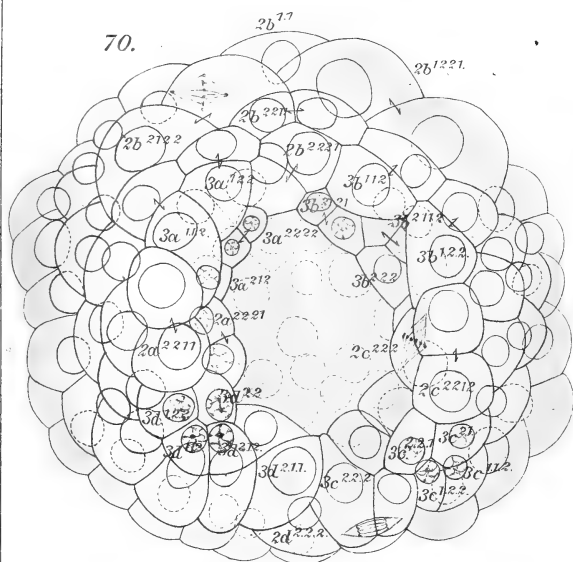






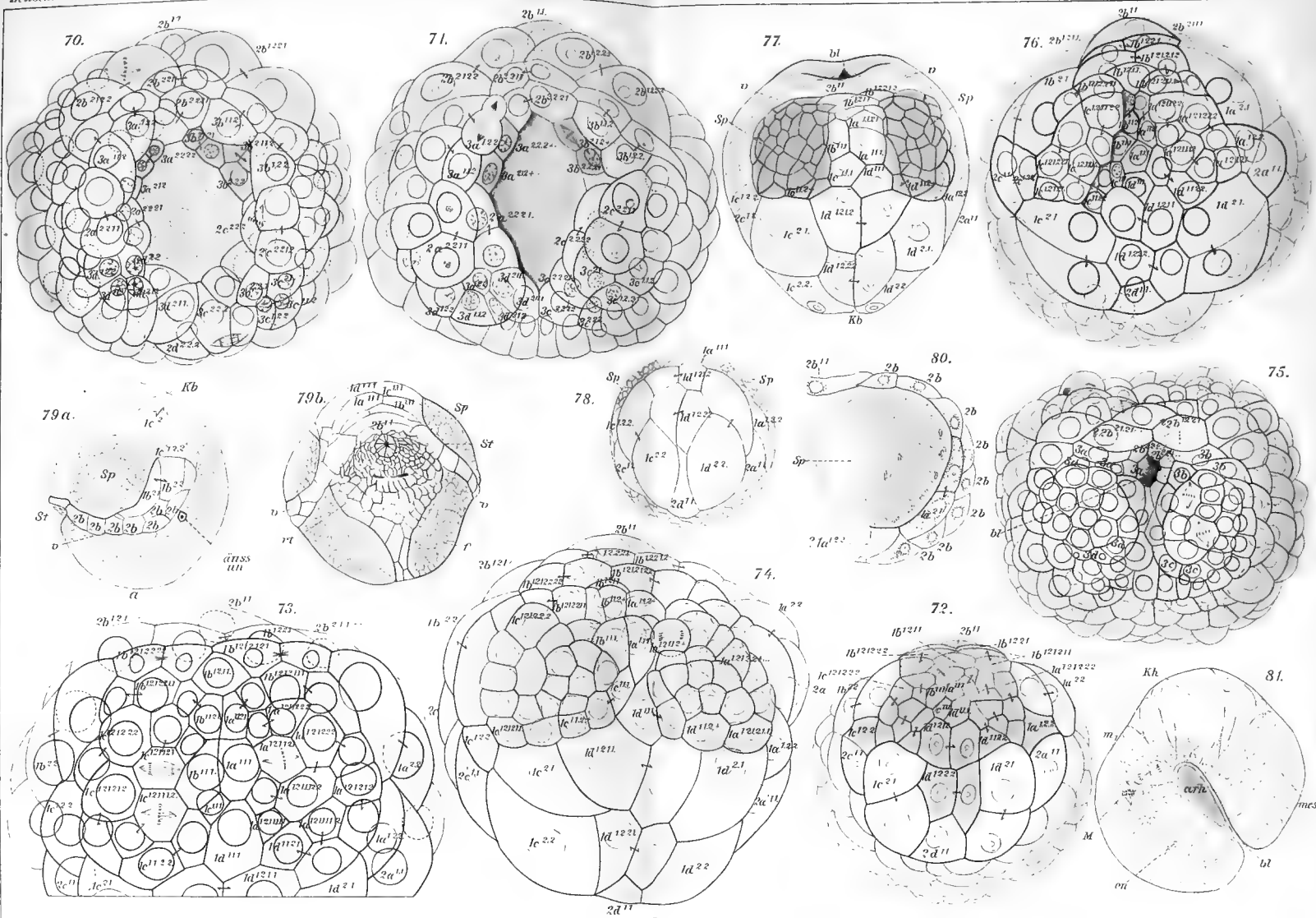










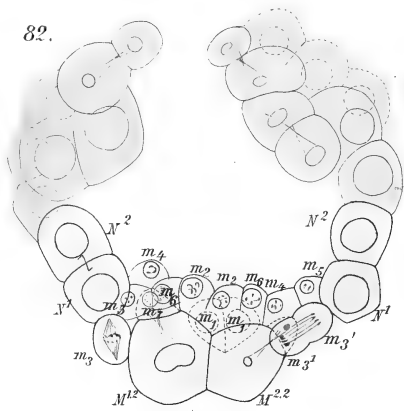




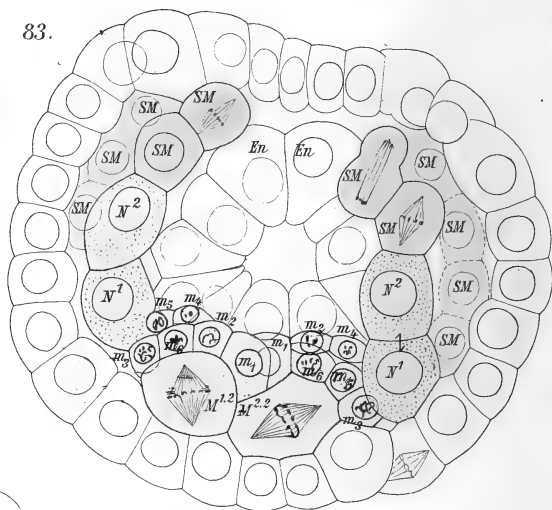




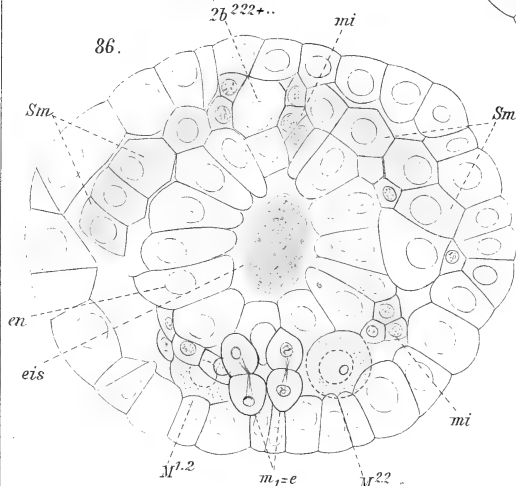
82.



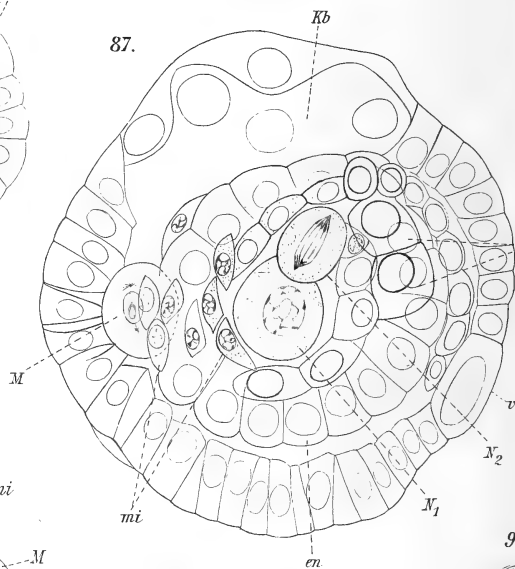
83.



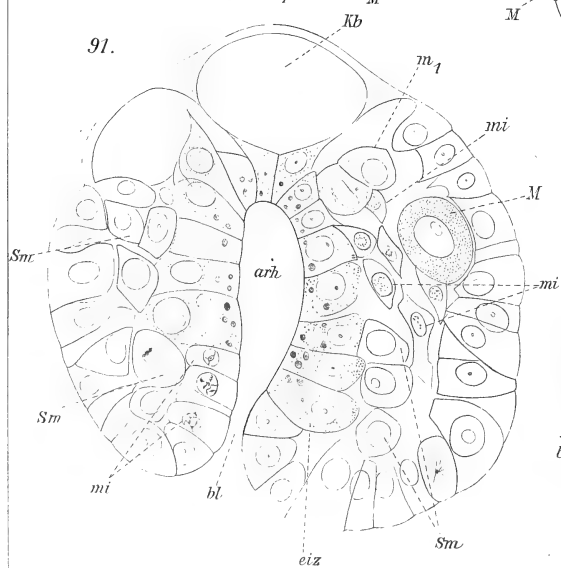
86.



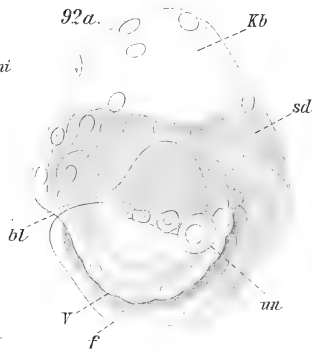
87.



91.

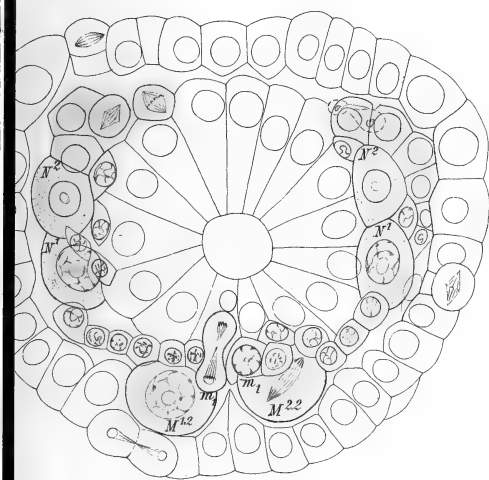


92a.

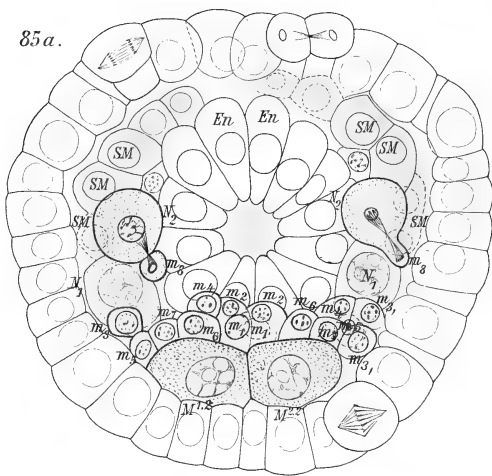


92b.

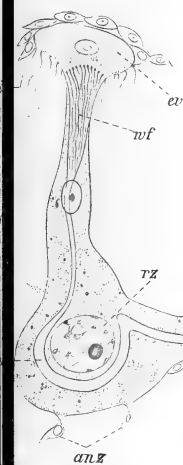




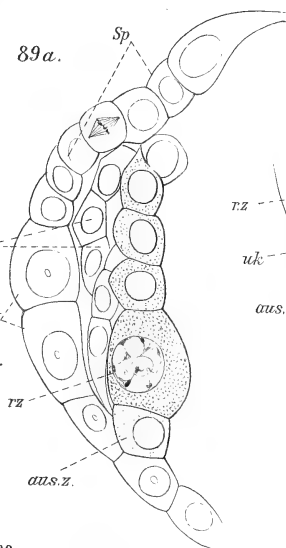
85a.



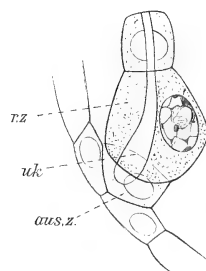
88.



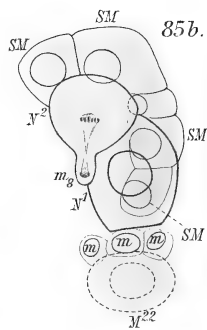
89a.



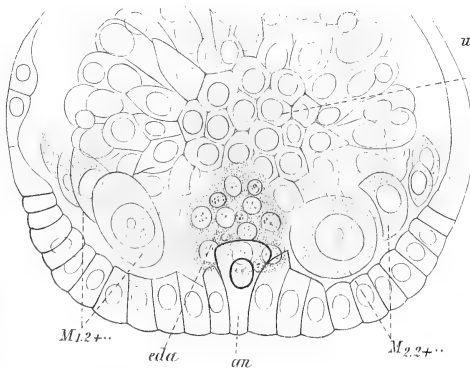
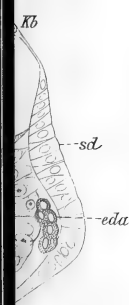
89b.



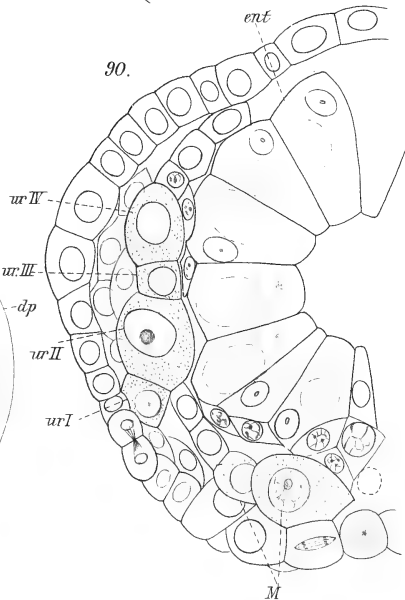
85b.



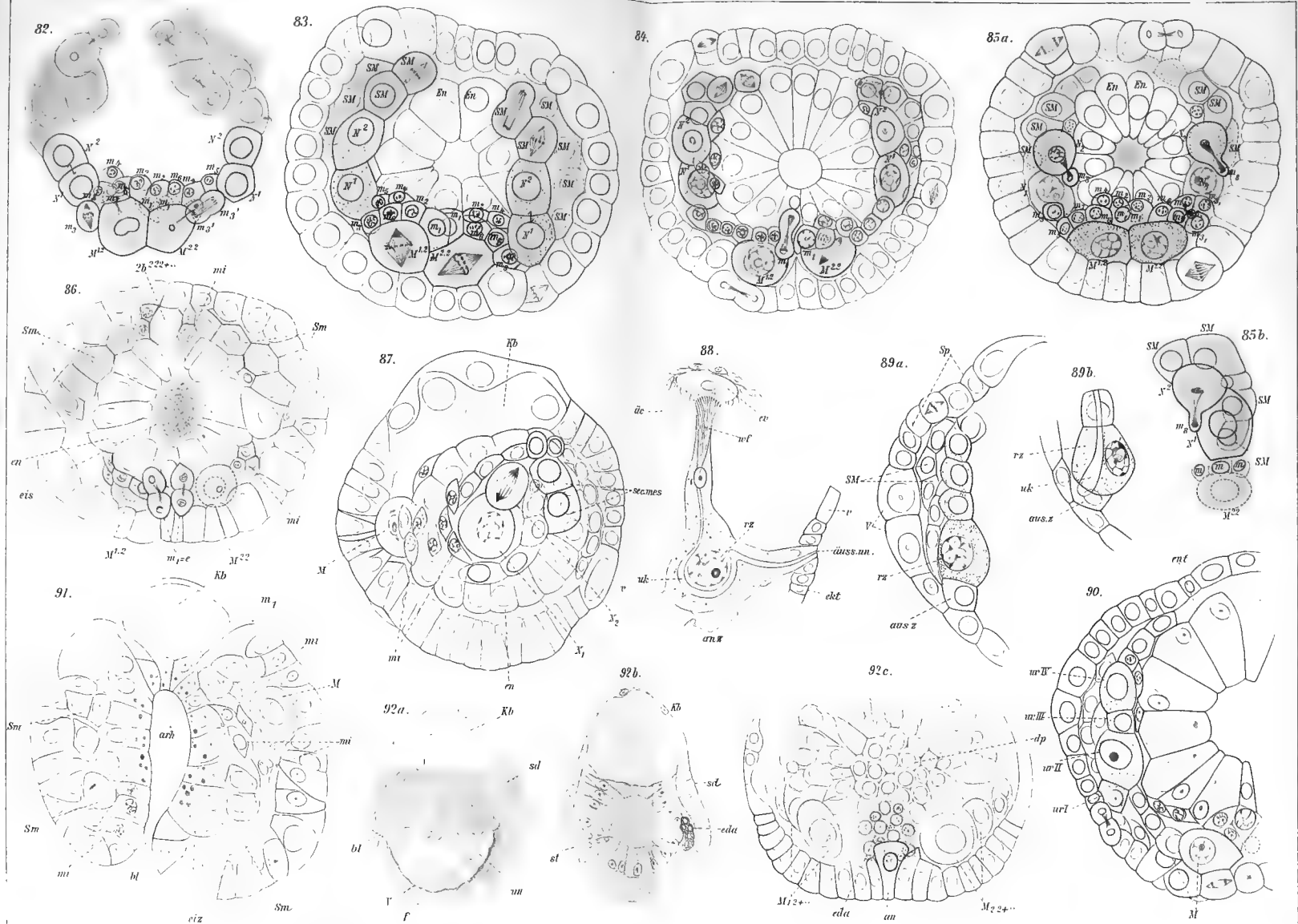
92c.



90.

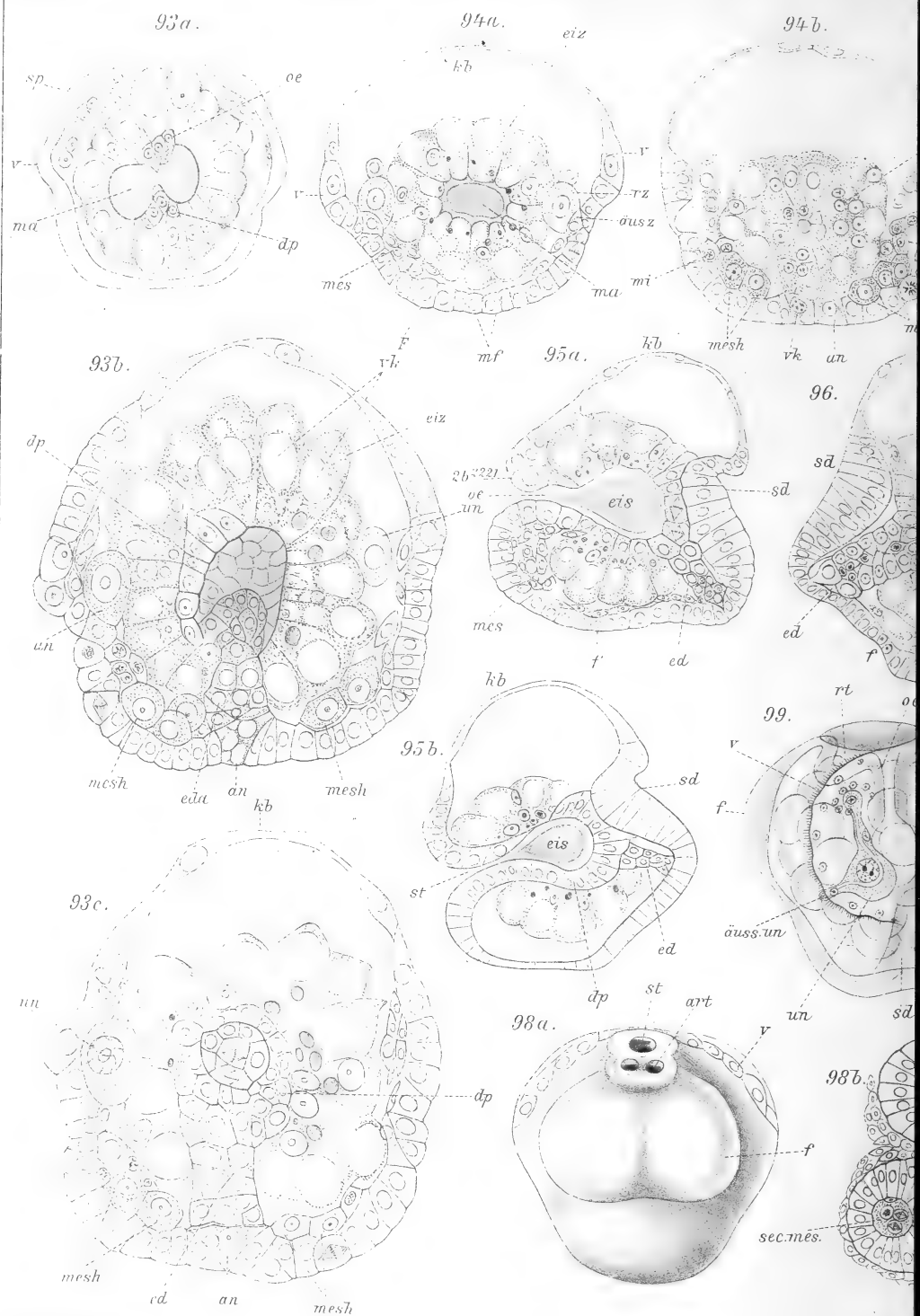




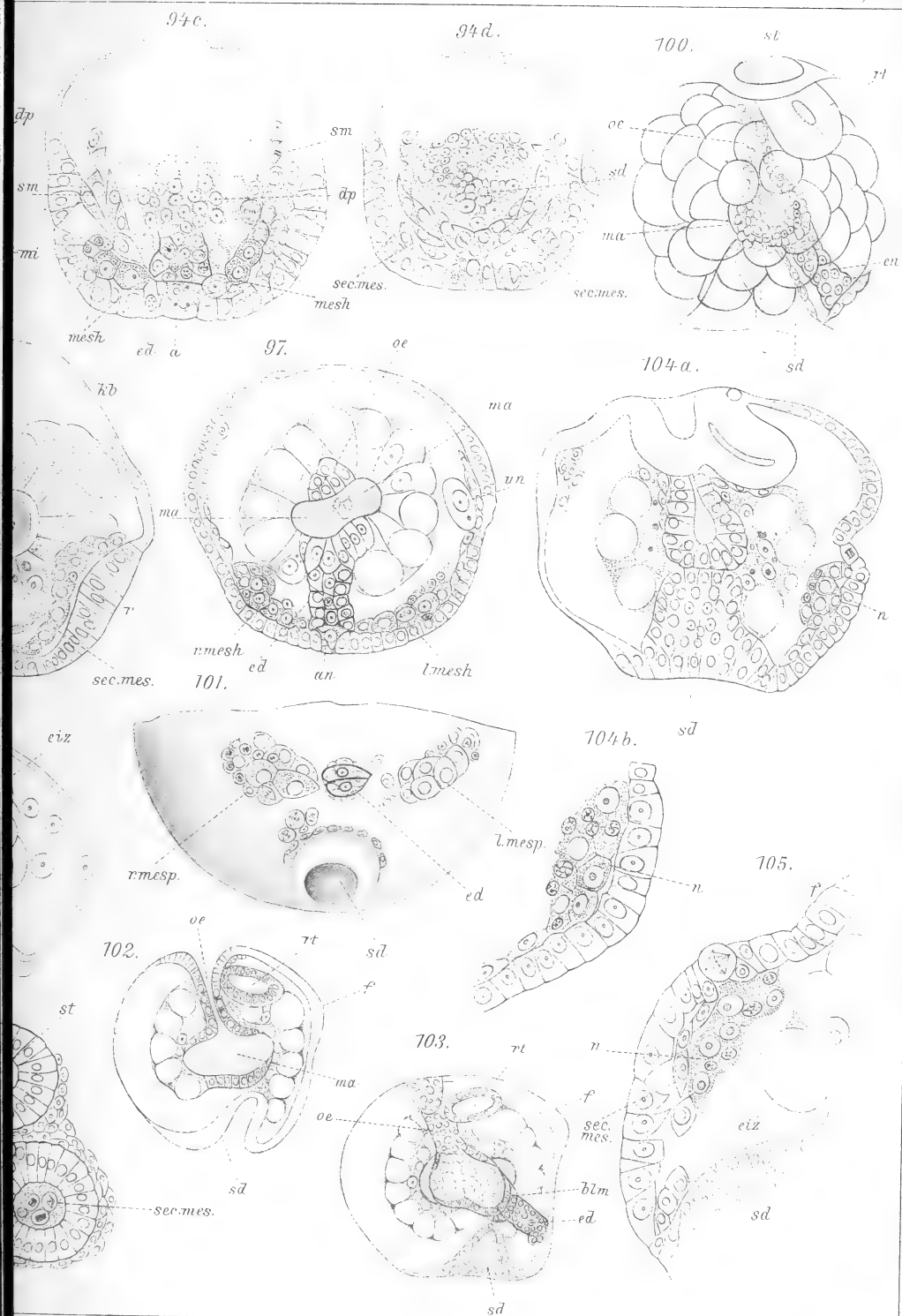








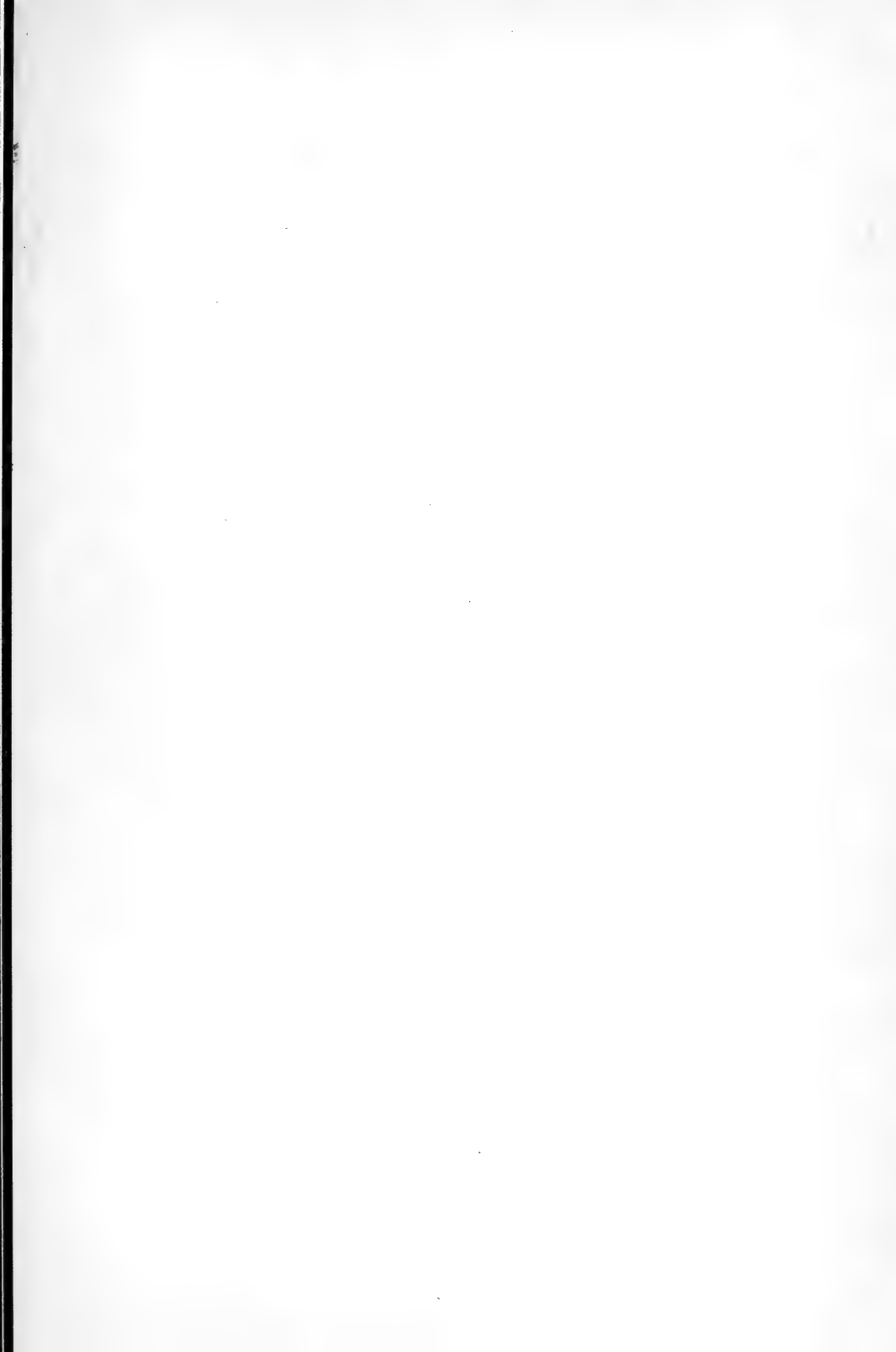


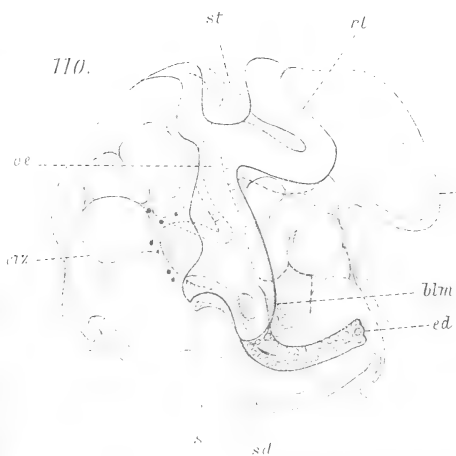
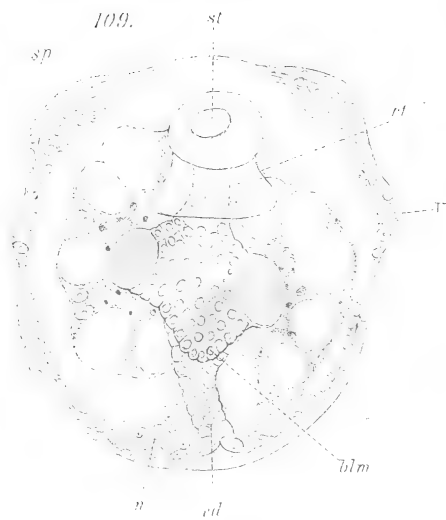
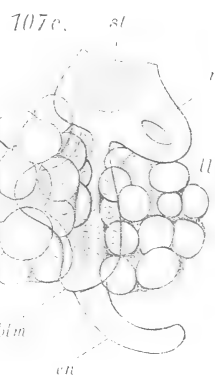
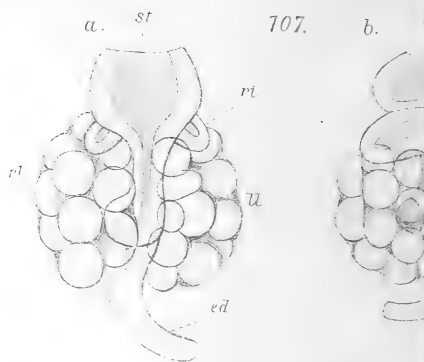
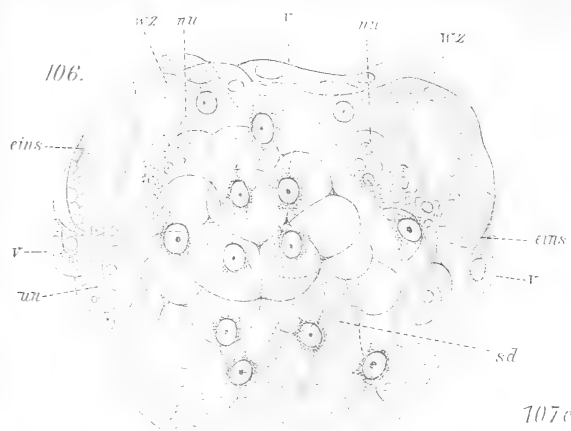




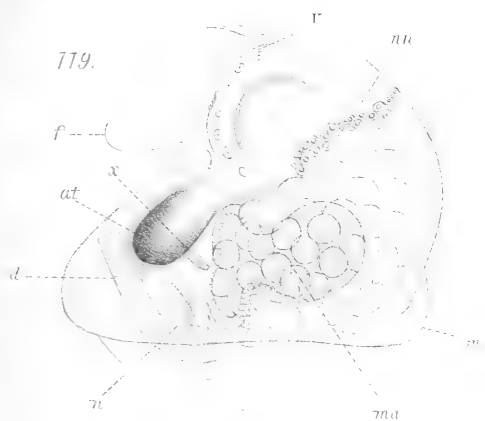




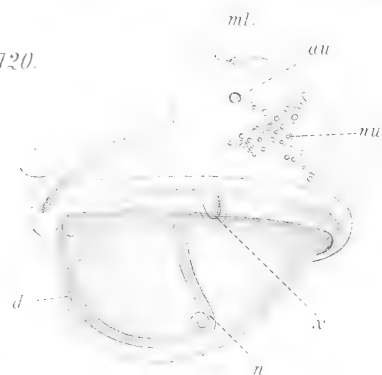




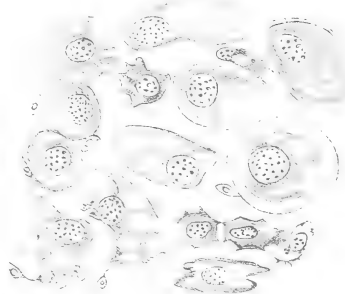
119.



120.



117a.



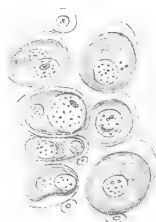
113.



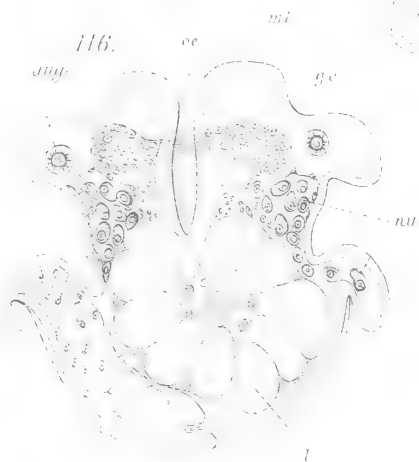
115.



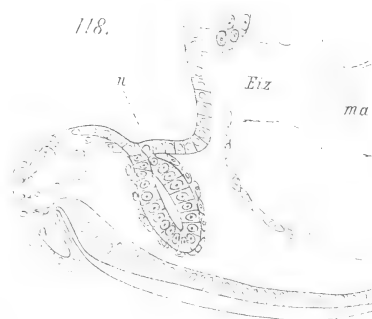
117b.

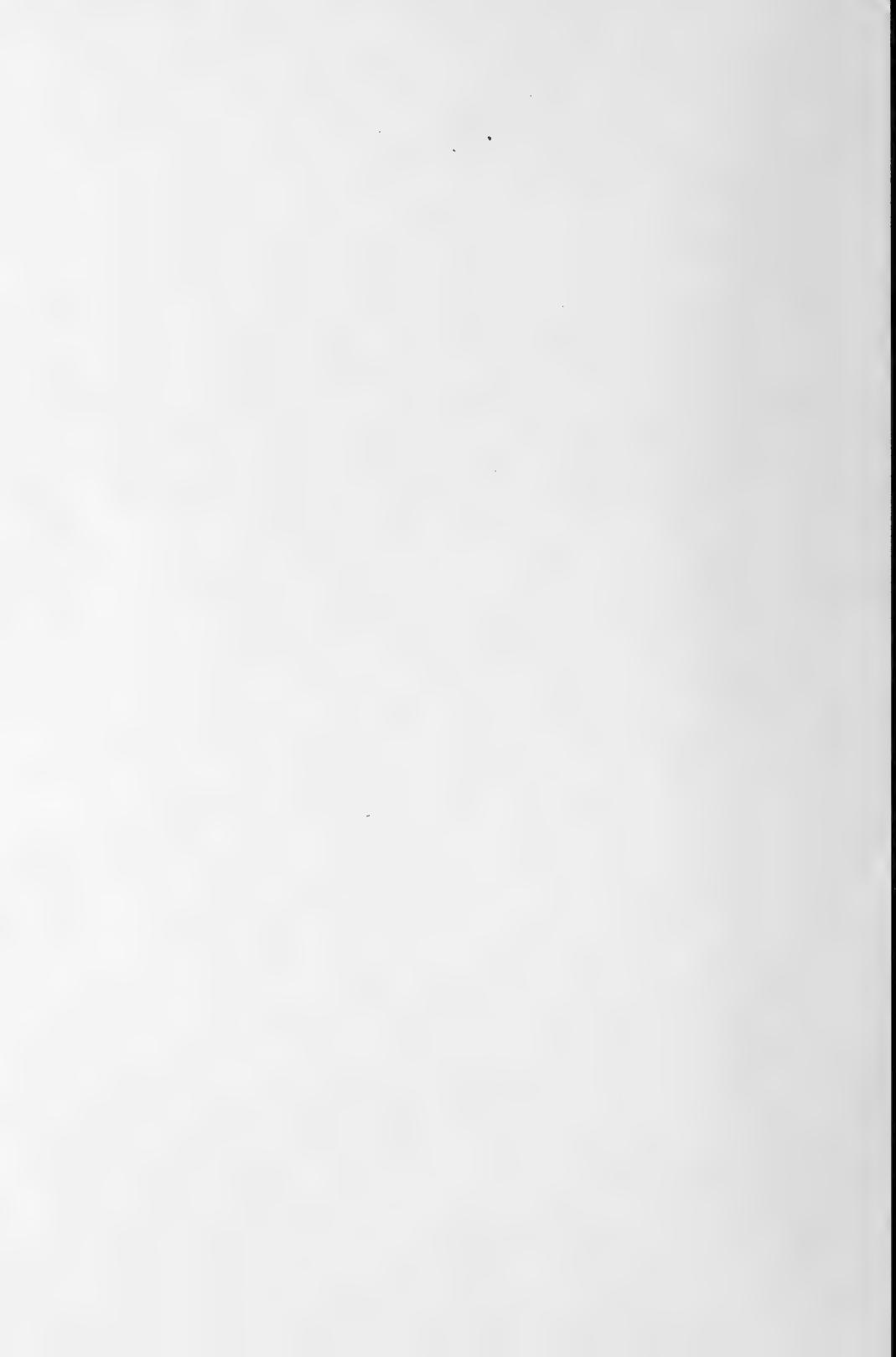


116.

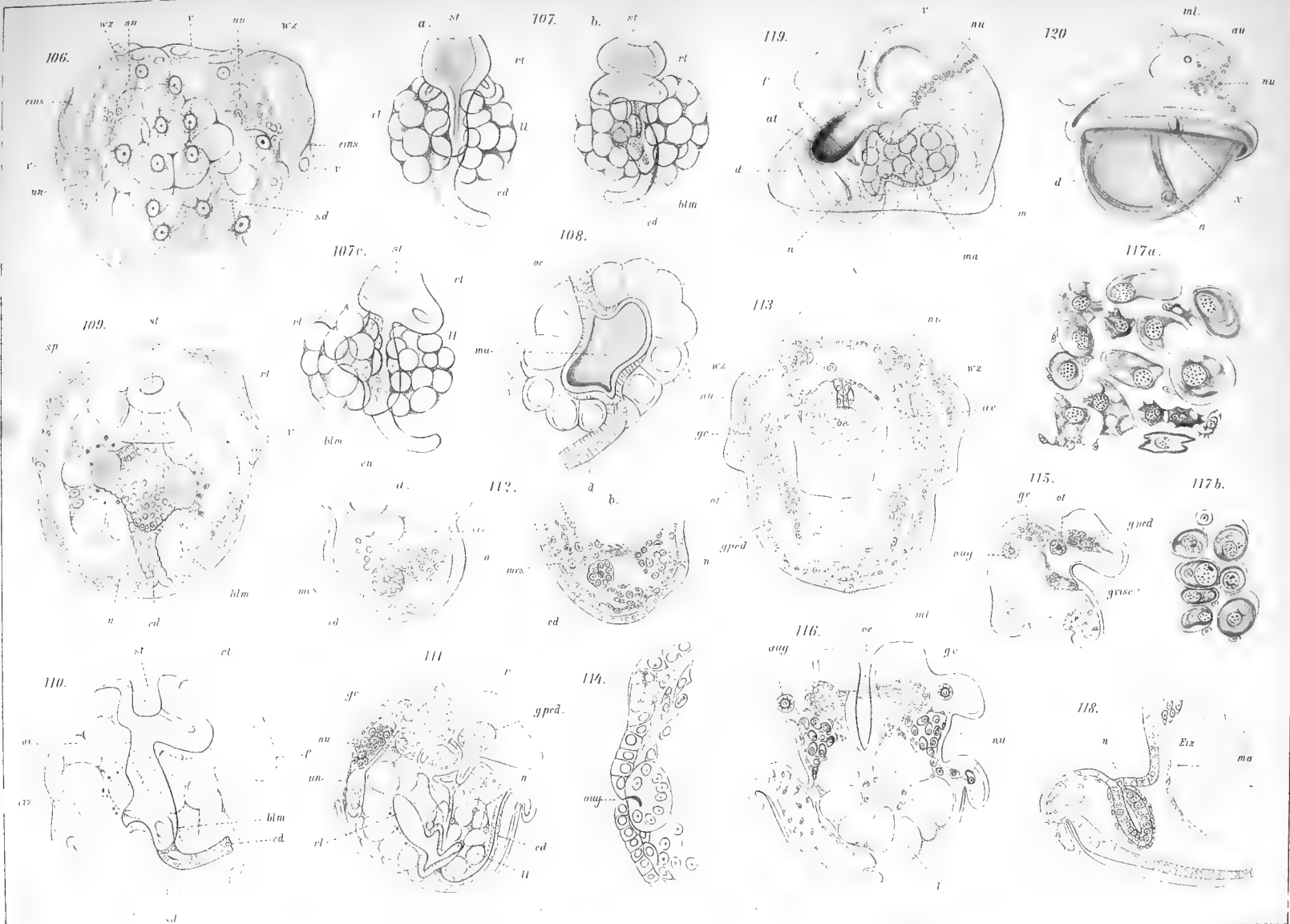


118.







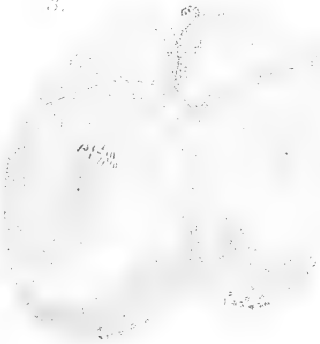




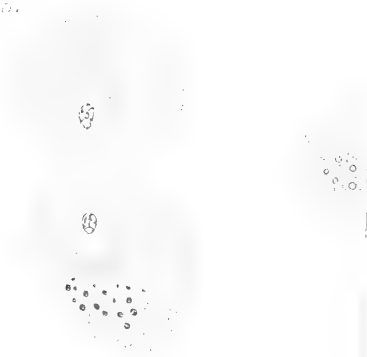
I.



II.



III.



IV.

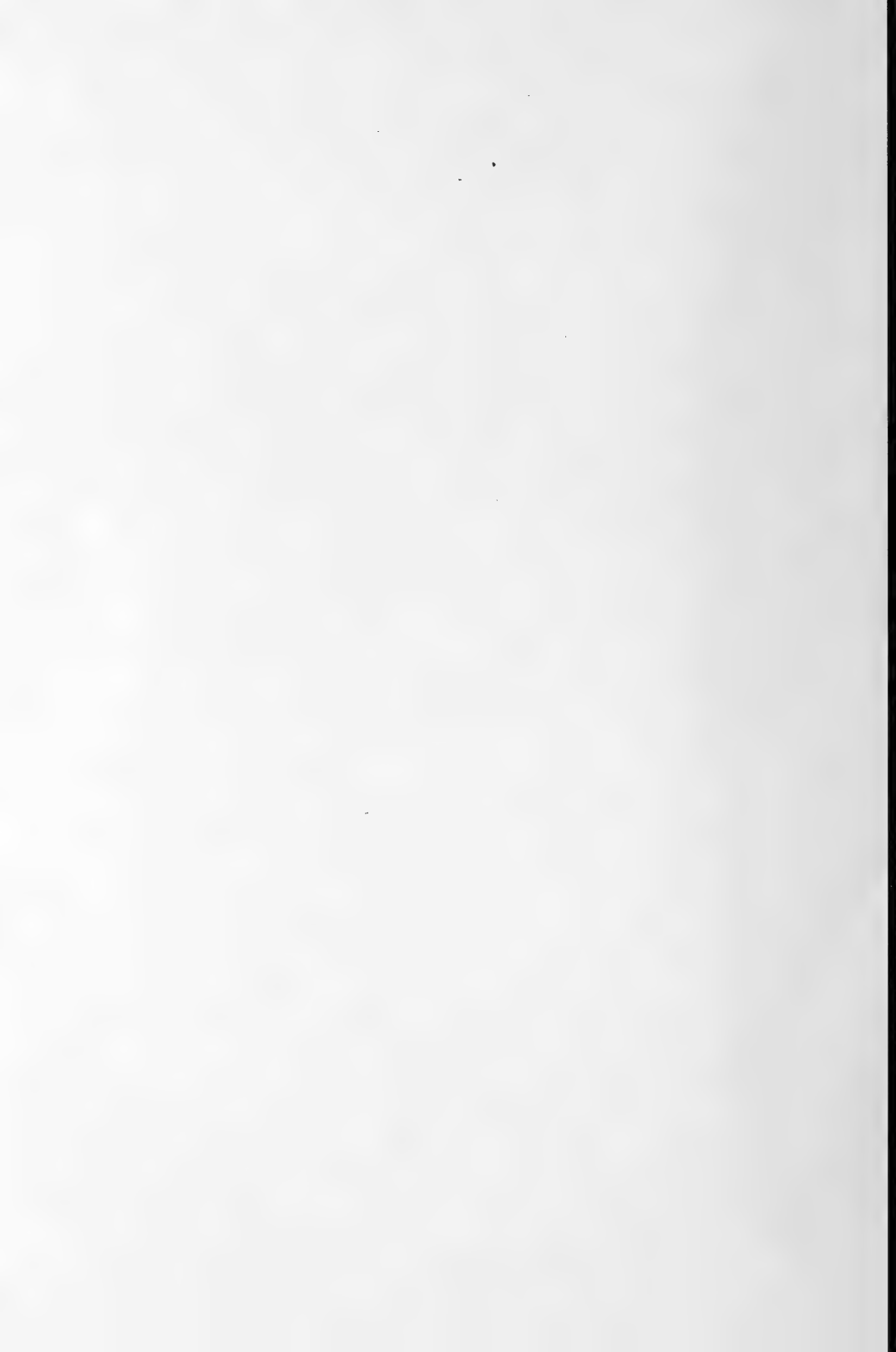
ab

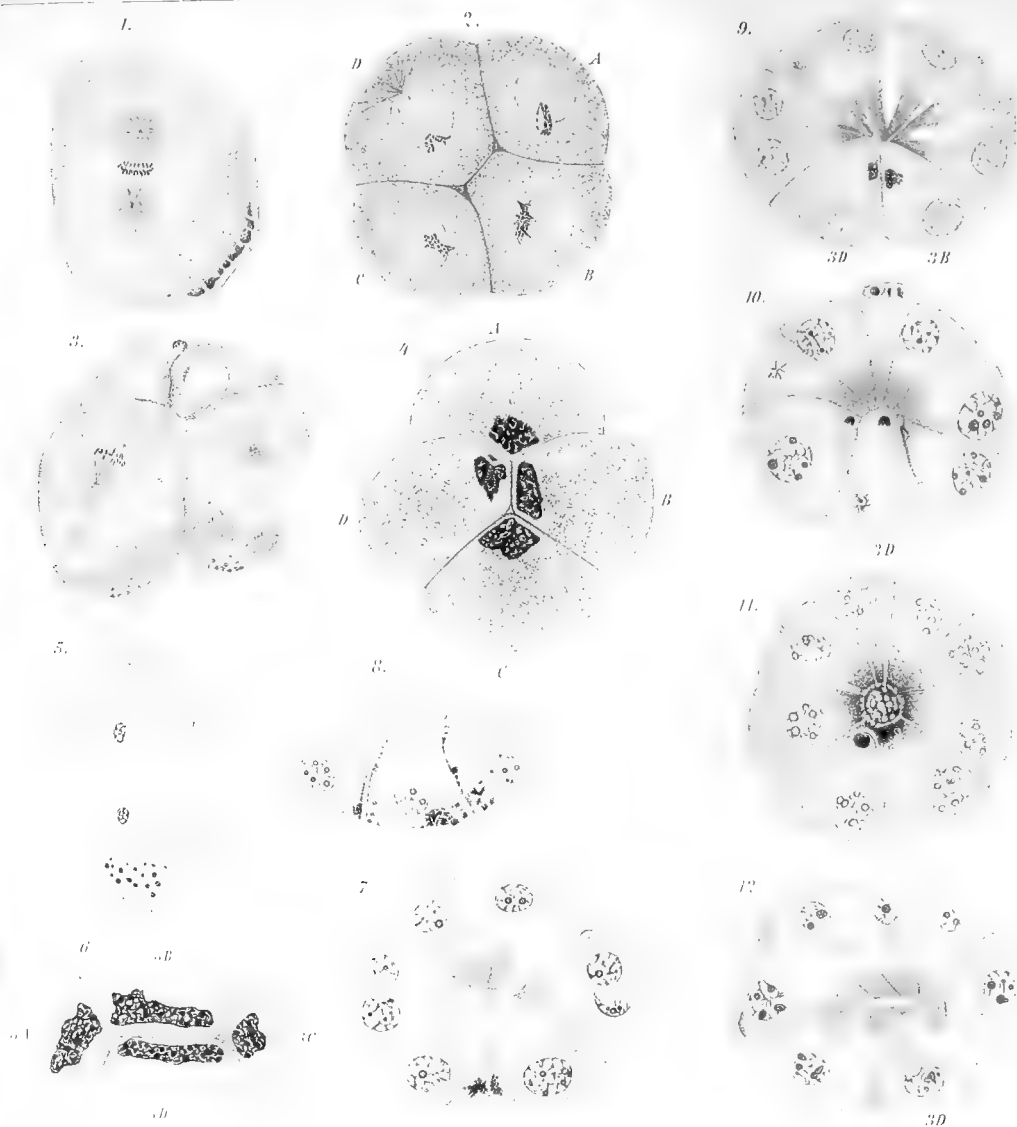
ad



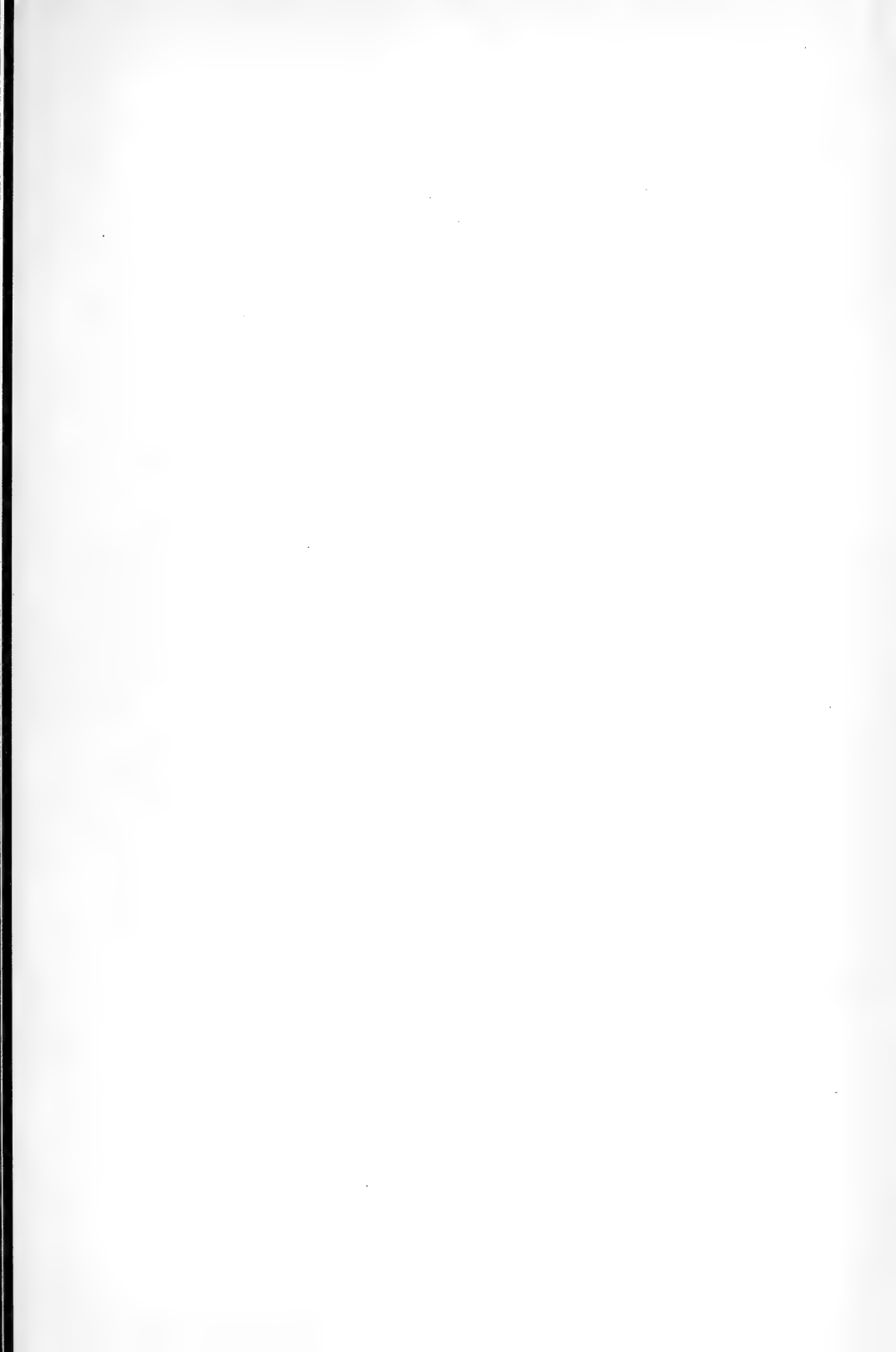
ae

af









1

2.

4.

8.

5.



5

6

7









9.



10.



15.



14.



14a



1.

2.

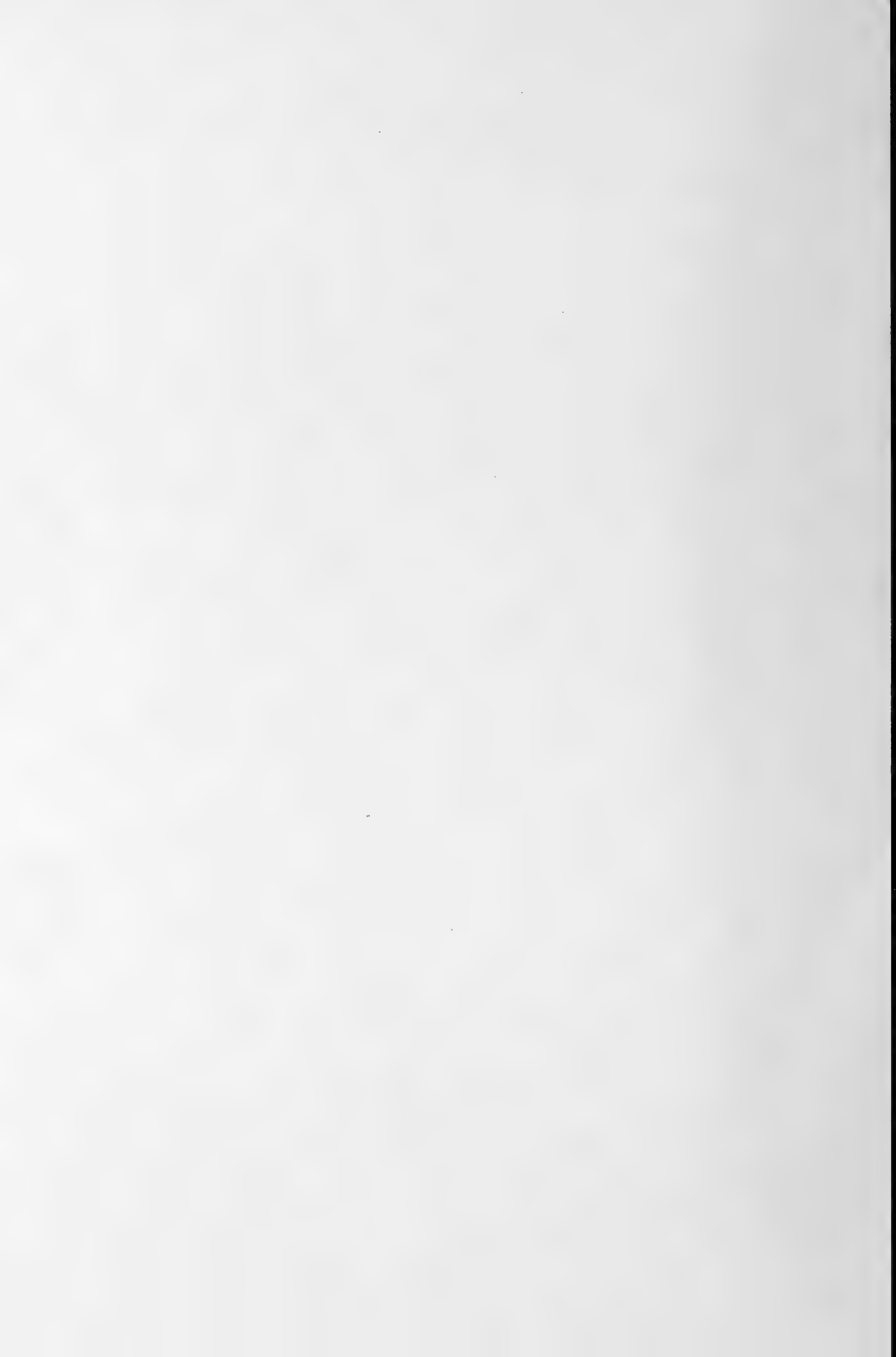
12.

16.

15.

14.

13.

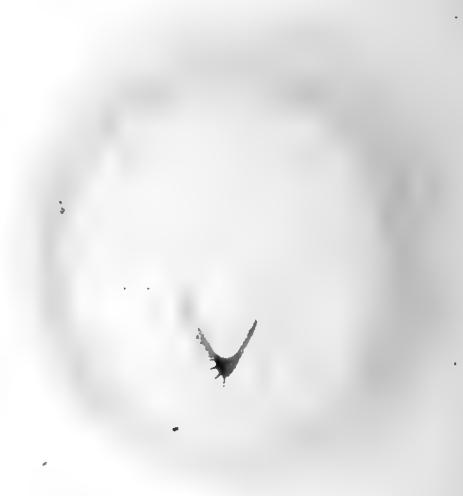




9.



10.



11.



12.



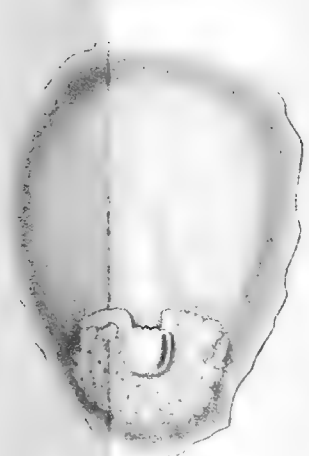
13.



14.



14a.

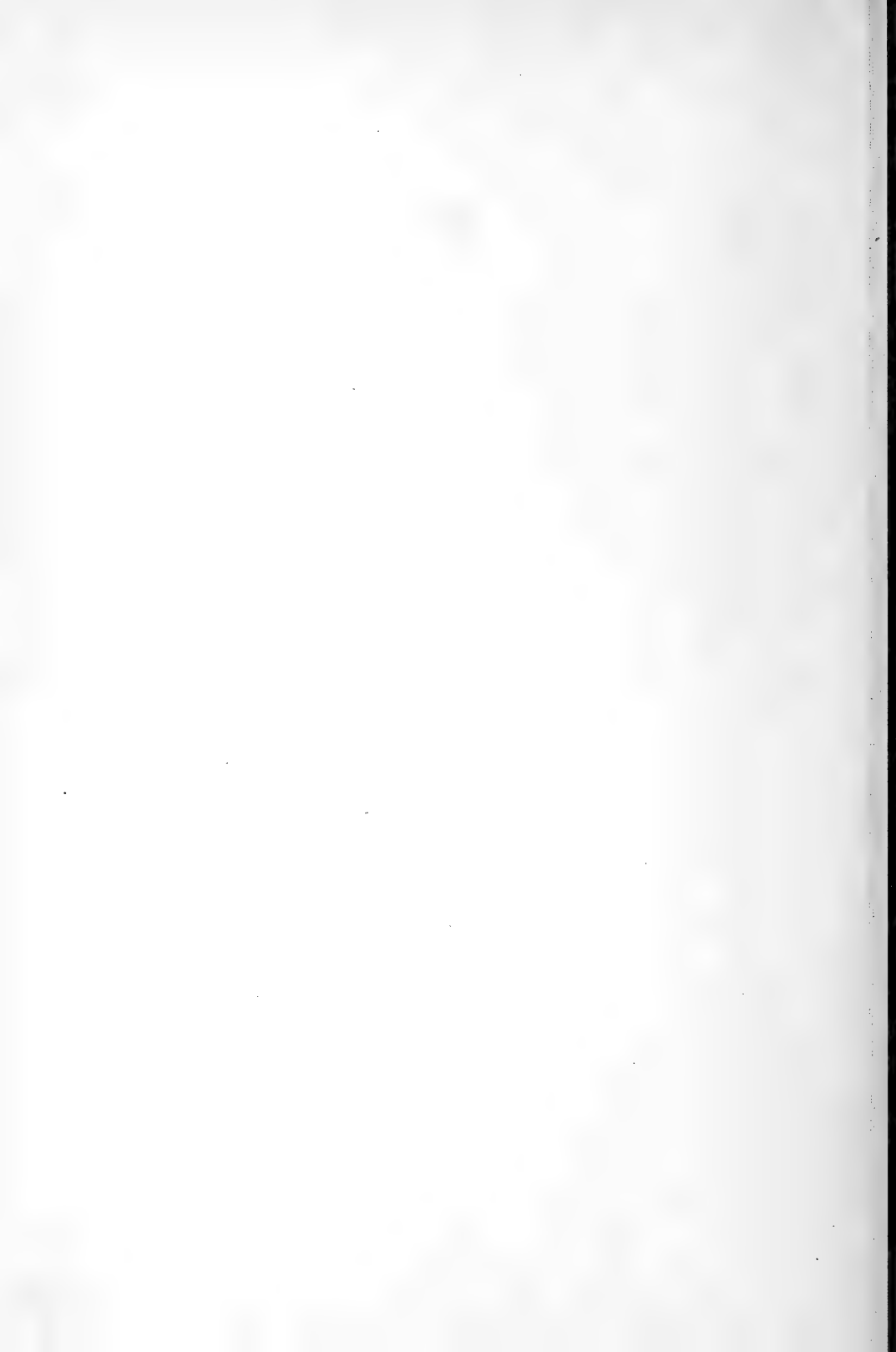


15.



16.







17.

18.

21.

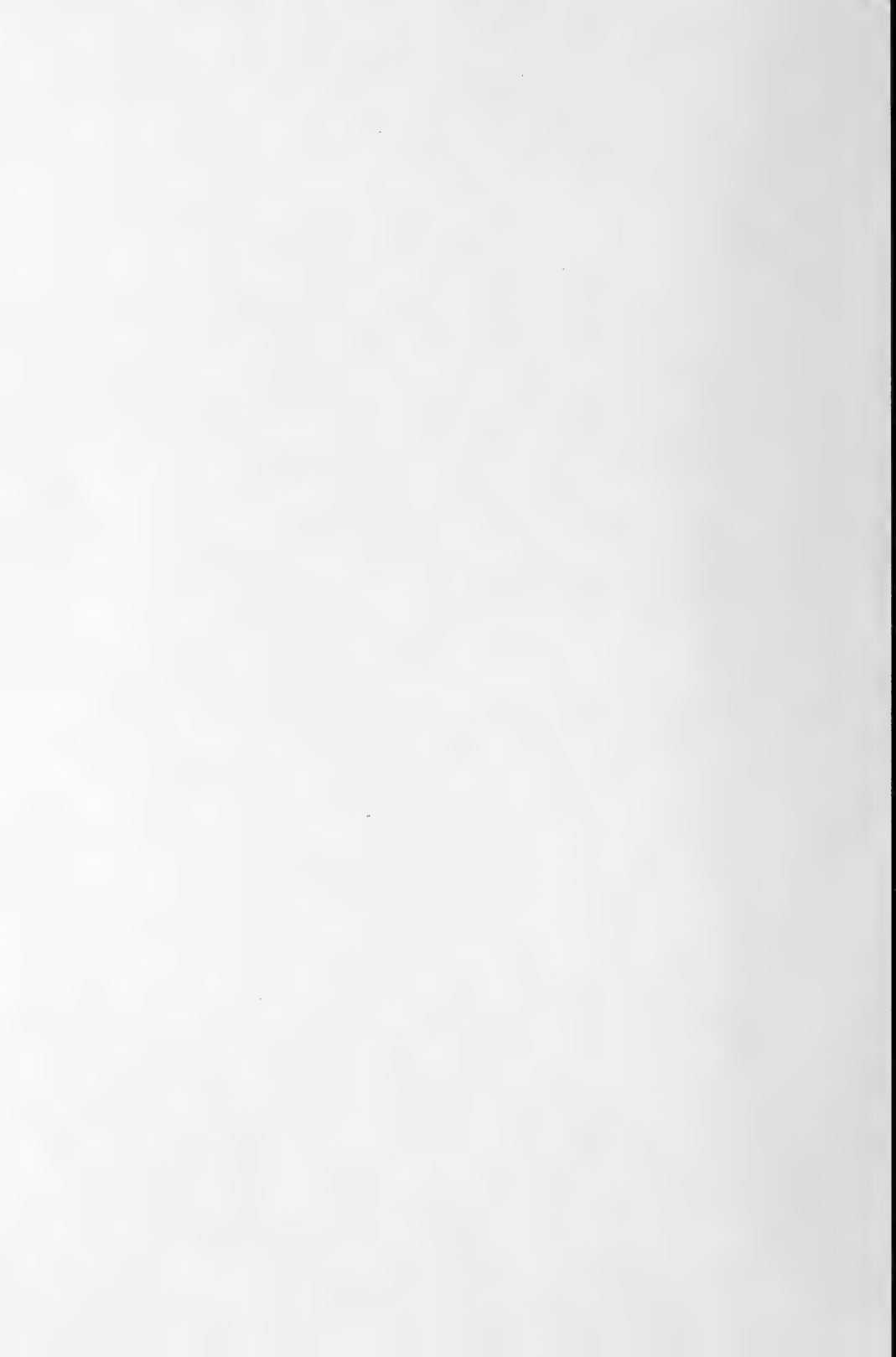
22.

19.

20.

23.

24.



17.

18.

19.

20.

21.

22.

23.

24.







25.



26.



28.



29

28a.



27.

27a



30.

1

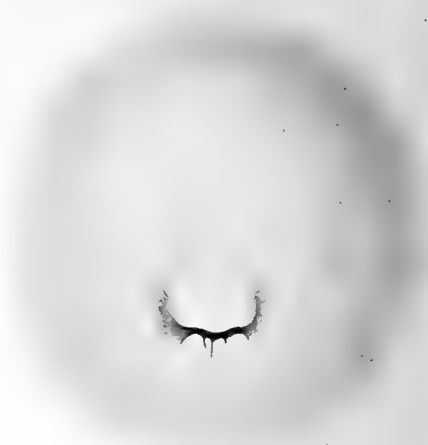
2



25.



26.



27.



27a.



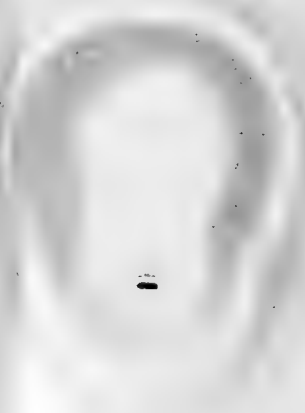
28.



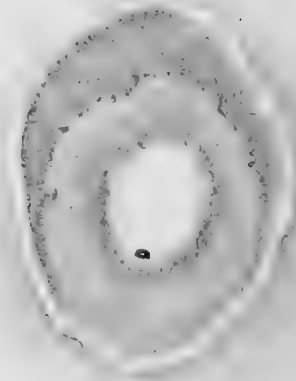
28a.



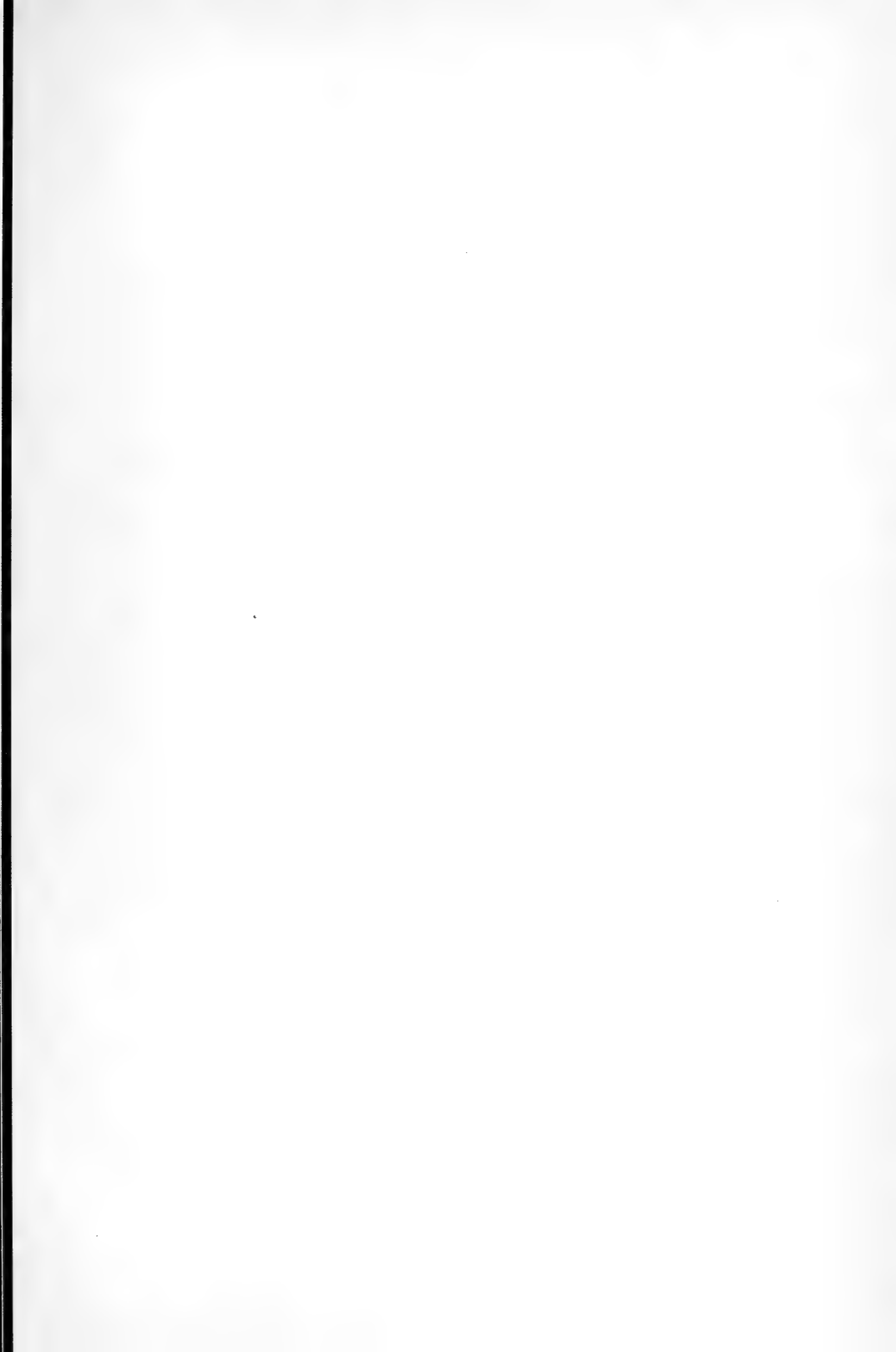
29.



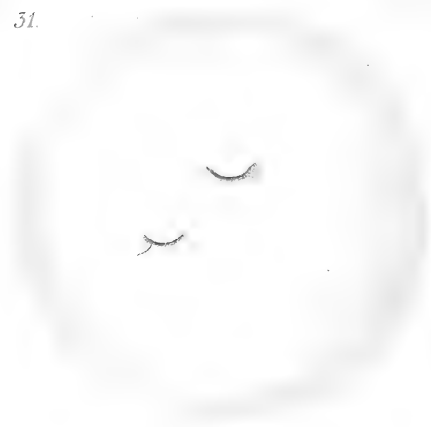
30.







31.



32.



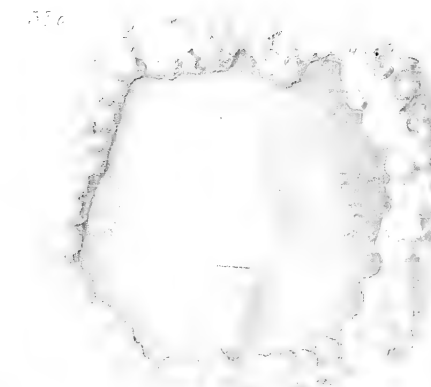
33.



34.



35.





36



36a.



37.



38.

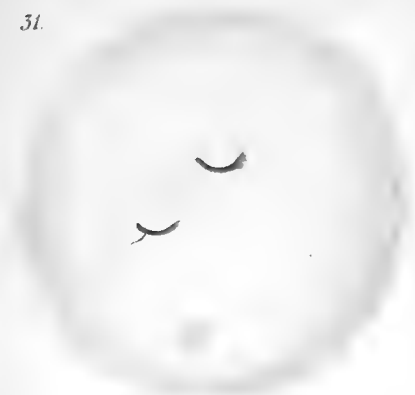


38.





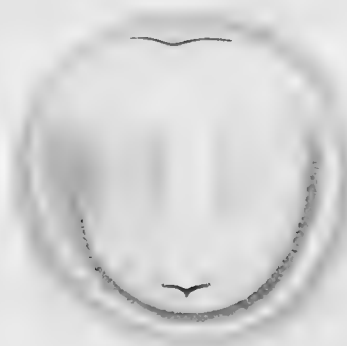
31.



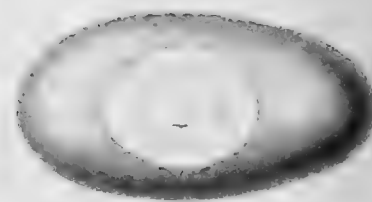
32.



36.



36a.



33.



37.



34.



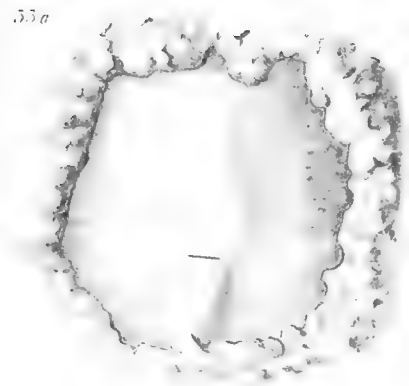
35.



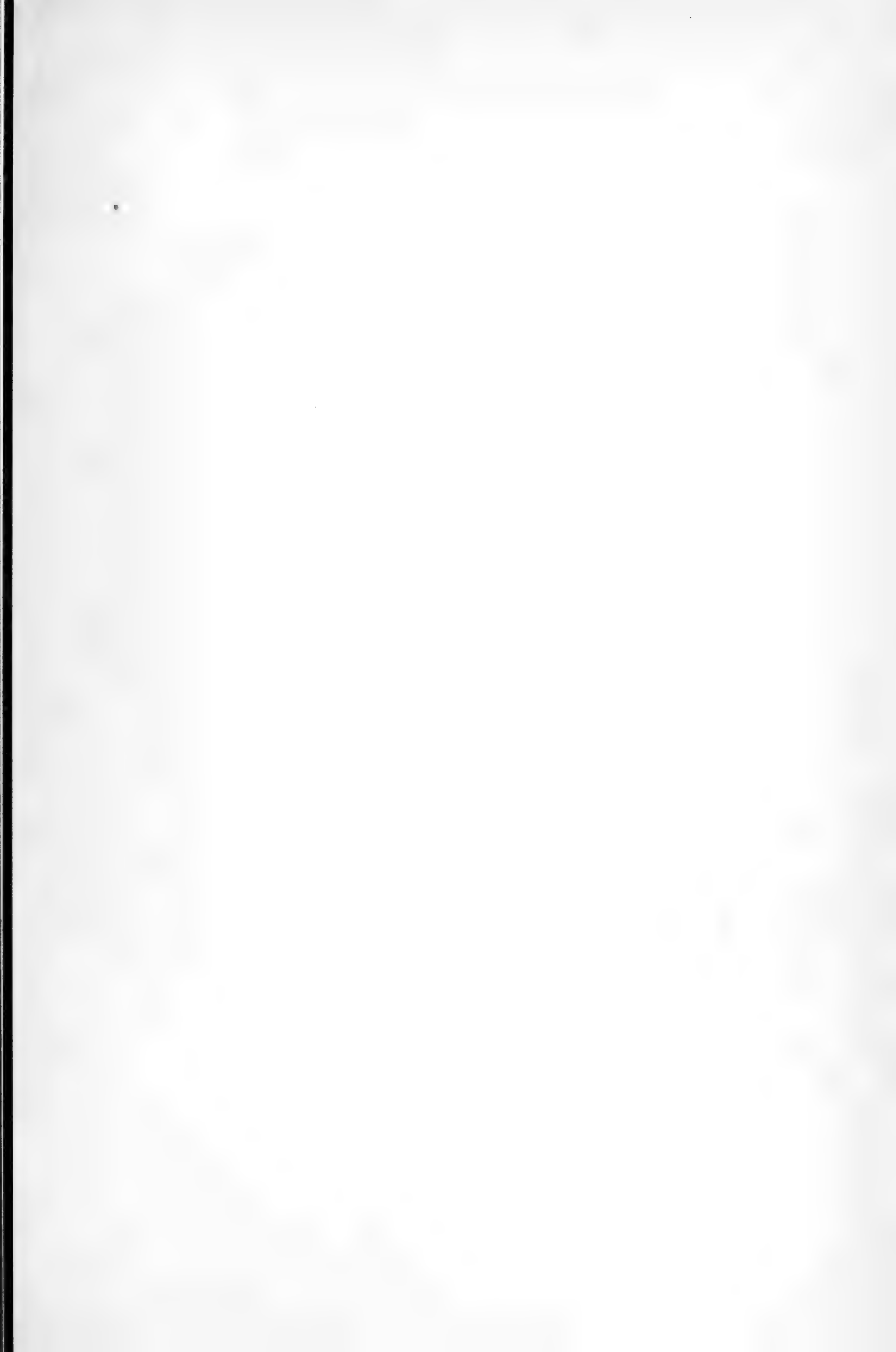
38.



33a.







59.

40.

43.

44.

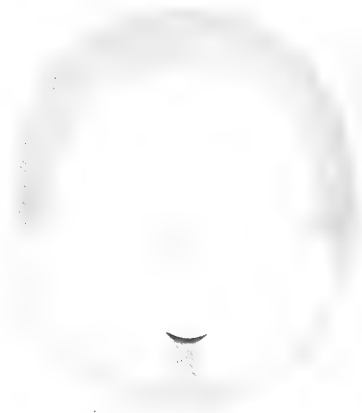
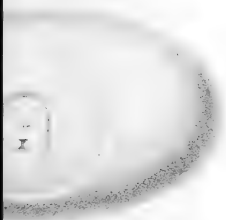
41.

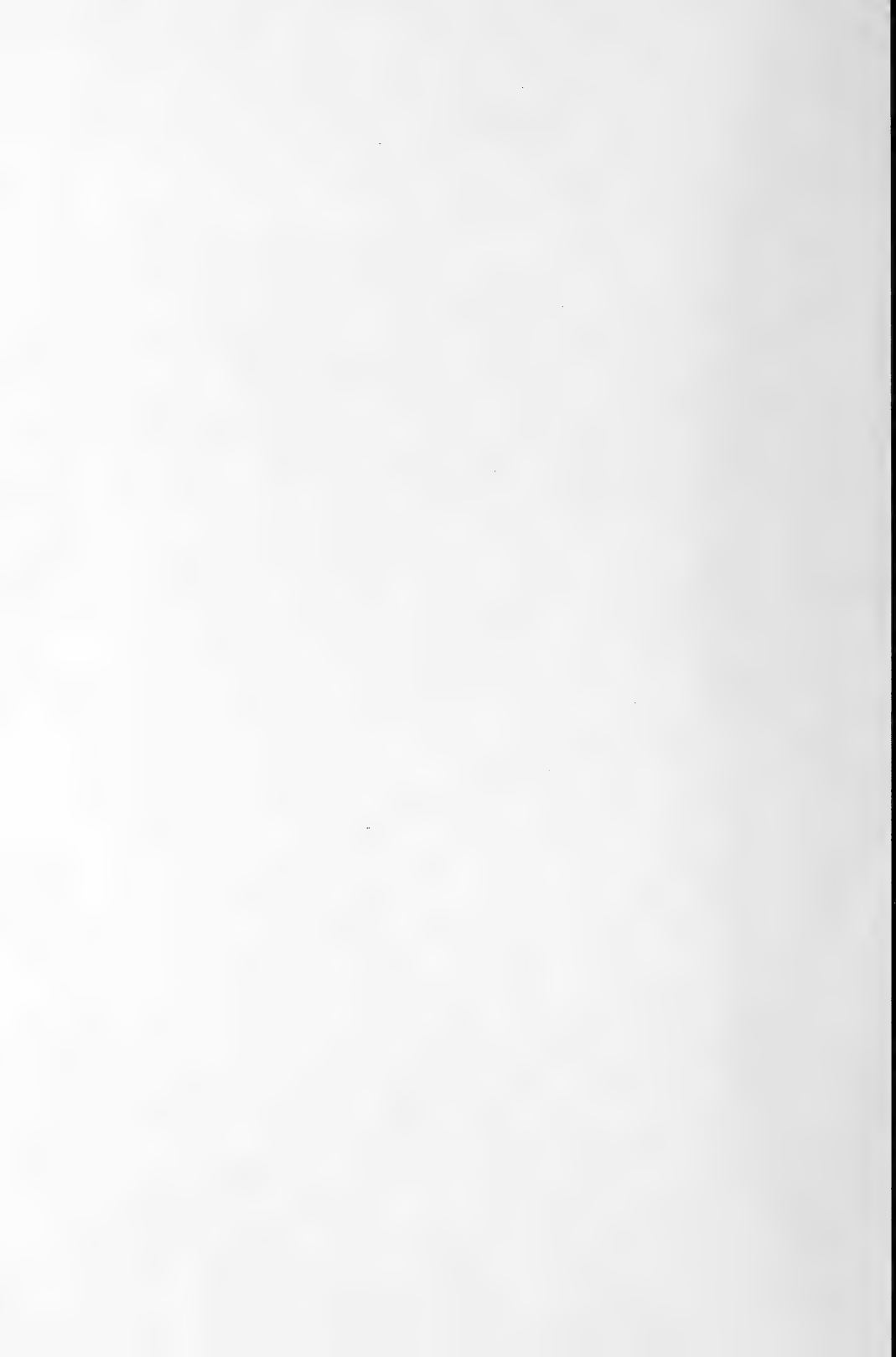
42.

44 b.

45.

46.







39.



40.



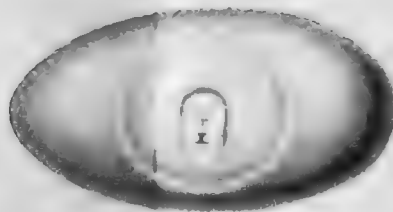
41.



42.



44a.



44b.



43.



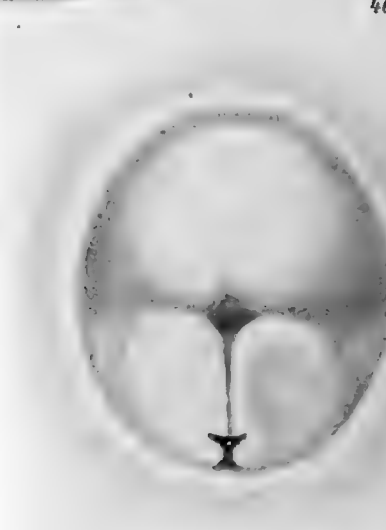
44.



45.



46.







47.



48.



50.

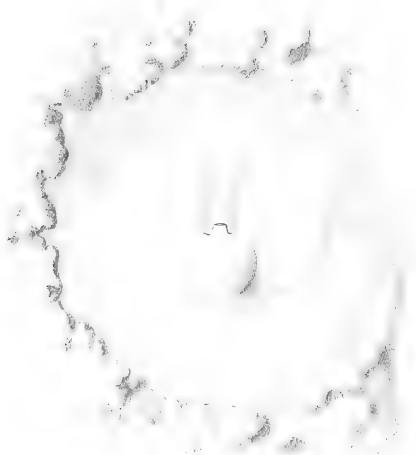


51.



49.

49 a.



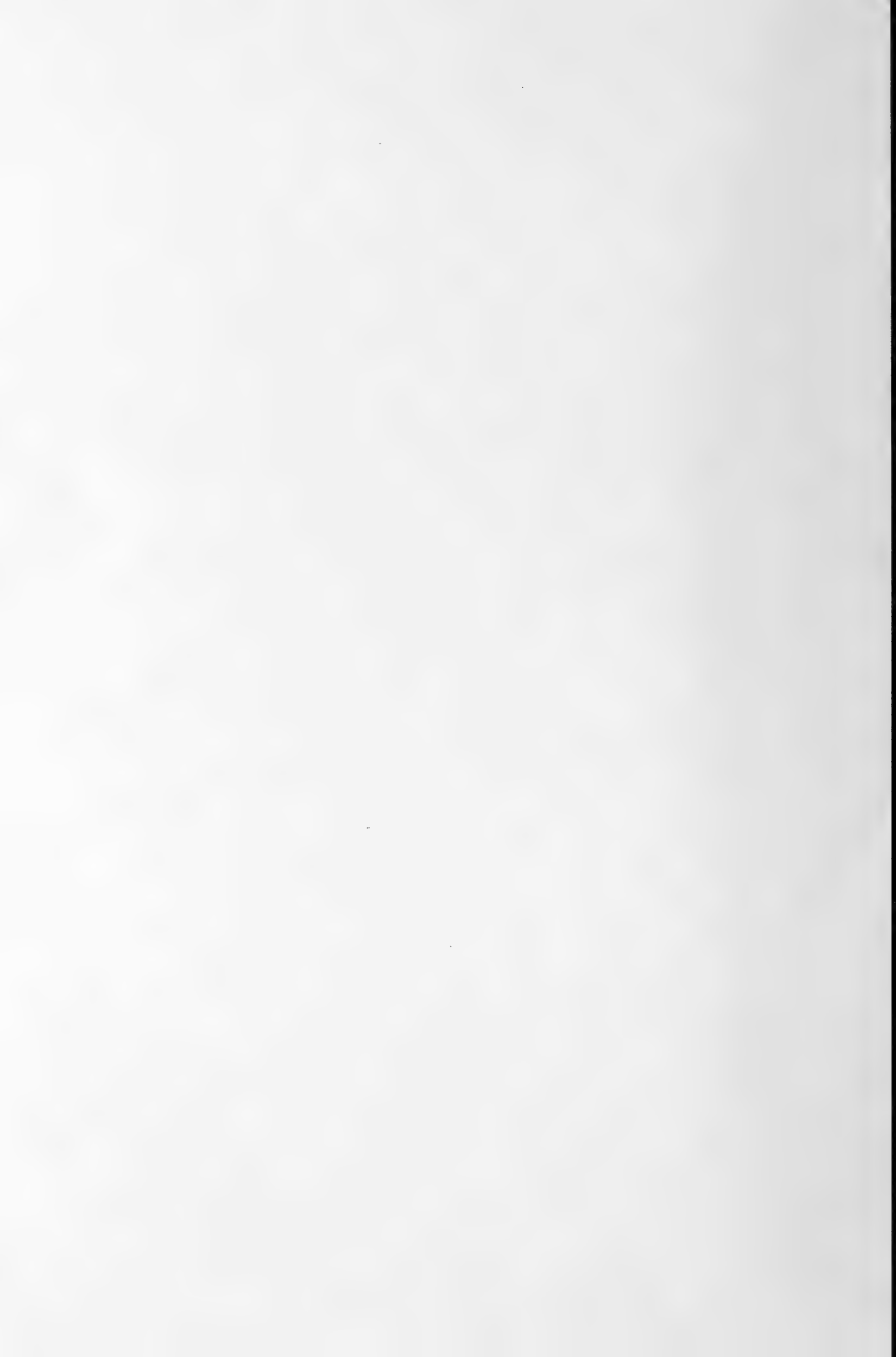
55 a.



52.

53.





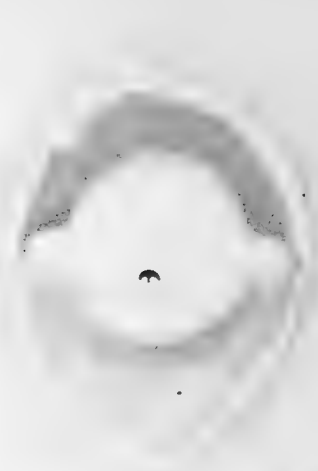
47.



48.



49.



49 a.



50.



51.



52.



53 a.



53.









55.

54.

56



55a.

n

n



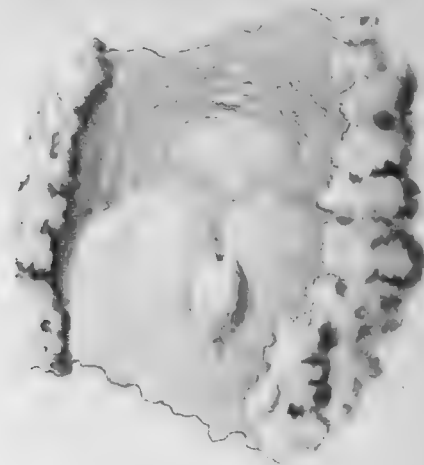
54



55



55a.



56



57









61.

69





61



62

63





58.

59.

64.



61.



62.

60.



63.







65.

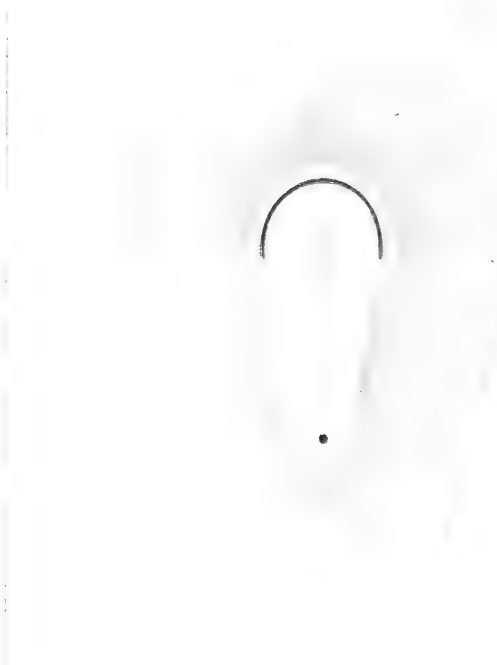


66.



71.

67.



68a.



70.



69.



72



75







65.

66.

68.

68a.

70.

71.

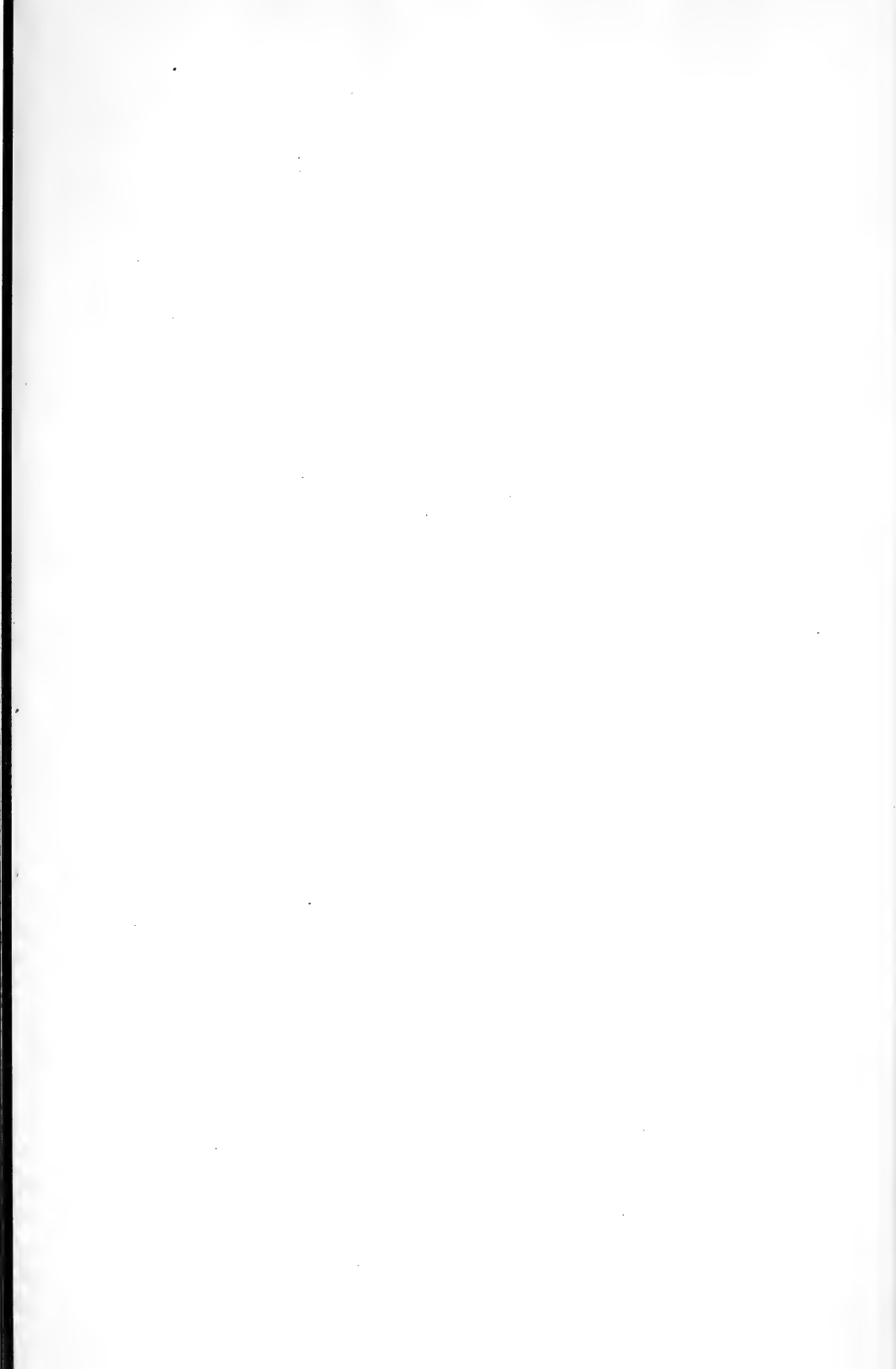
69.

67.

72.

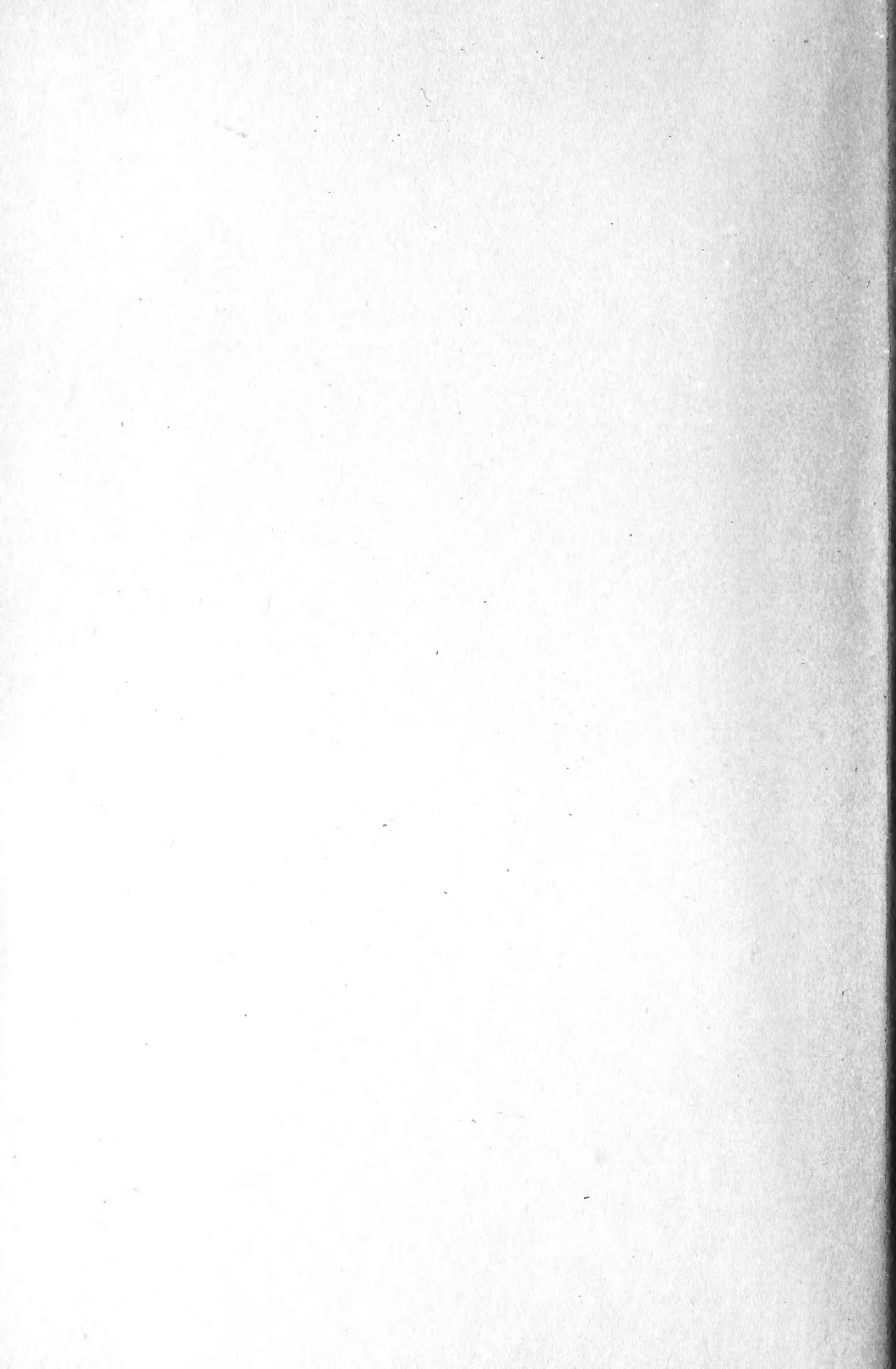
73.

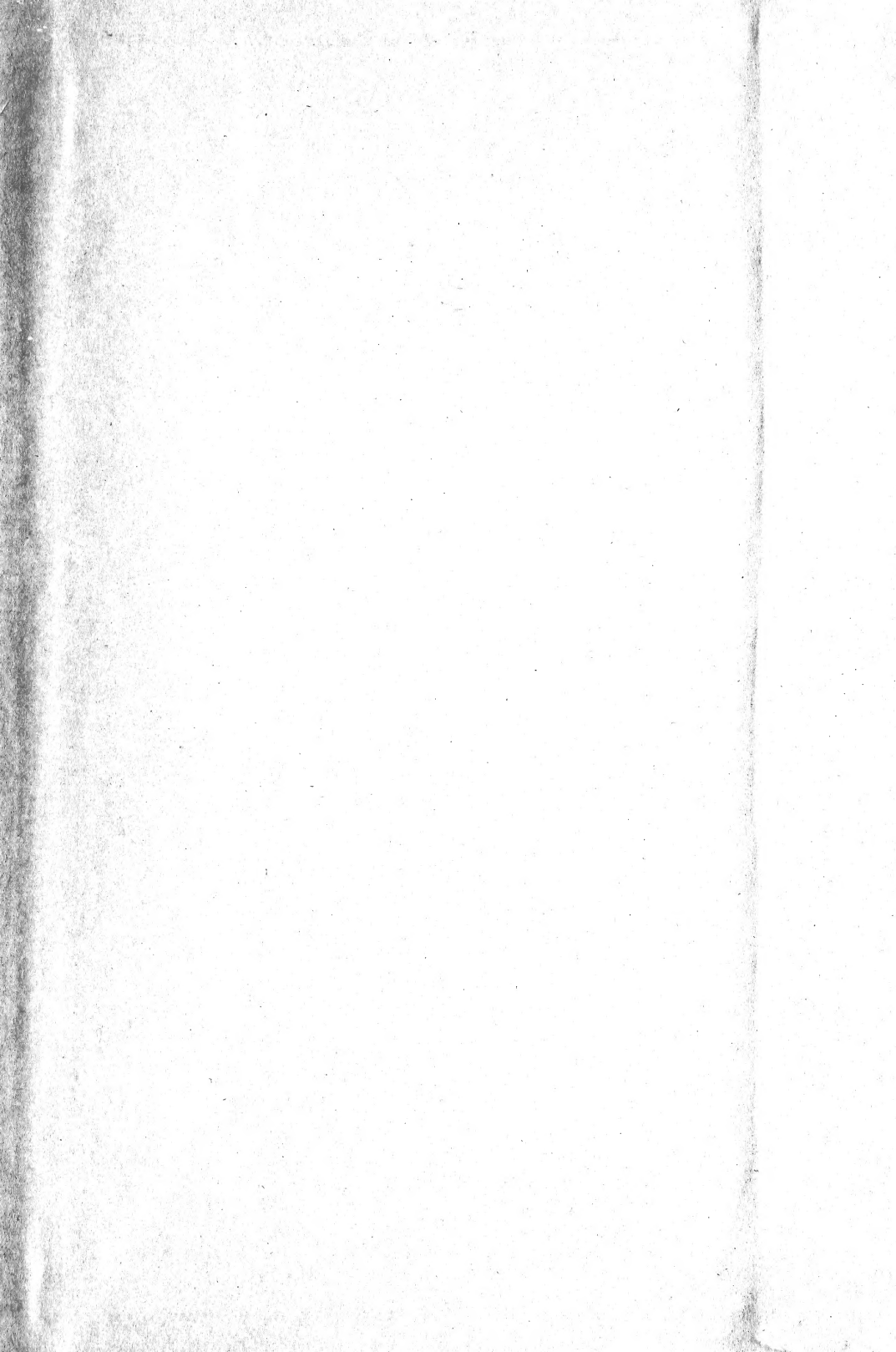
913











SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01316 6293